



**Effet de l'hétérogénéité des paysages agricoles
(composition et configuration) et de l'intensification des
pratiques culturelles sur la structure des communautés
écologiques (oiseaux et adventices) en systèmes intensifs
tempérés**

Laura Henckel

► **To cite this version:**

Laura Henckel. Effet de l'hétérogénéité des paysages agricoles (composition et configuration) et de l'intensification des pratiques culturelles sur la structure des communautés écologiques (oiseaux et adventices) en systèmes intensifs tempérés. Biodiversité et Ecologie. Université Montpellier 2, 2015. Français. NNT: . tel-01349643

HAL Id: tel-01349643

<https://hal.science/tel-01349643>

Submitted on 28 Jul 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - ShareAlike| 4.0
International License

THESE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER II
École Doctorale GAIA

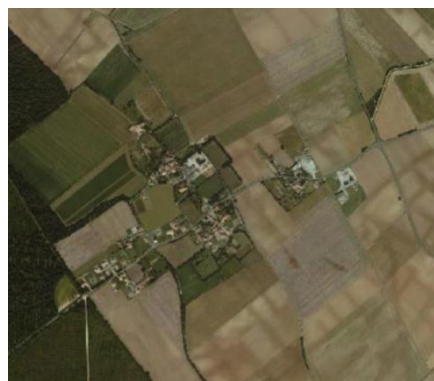
Présentée par :
Laura HENCKEL

Effet de l'hétérogénéité des paysages agricoles (composition et configuration) et de l'intensification des pratiques culturales sur la structure des communautés écologiques (oiseaux et adventices) en systèmes intensifs tempérés

Directeur de thèse : Vincent Bretagnolle
Co-directeurs : Nicolas Mouquet et Vincent Devictor

Soutenue le 16/12/15 devant le jury composé de :

Rapporteur : Pr. Jane Lecomte - Université Paris-Sud, Orsay, France
Rapporteur : Dr. Romain Julliard – MNHN, Paris, France
Examineur : Dr. Muriel Tichit - INRA, Paris, France
Examineur : Pr. Thibaud Decaëns – CNRS, Montpellier, France
Examineur : Dr. Vincent Bretagnolle – CEBC-CNRS, France
Examineur : Dr. Nicolas Mouquet – ISEM- CNRS, France



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

Titre : Effet de l'hétérogénéité des paysages agricoles (composition et configuration) et de l'intensification des pratiques culturales sur la structure des communautés écologiques (oiseaux et adventices) en systèmes intensifs tempérés

Mots-clés : Ecologie des communautés ; Ecologie du paysage ; Pratiques agricoles ; Oiseaux ; Adventices ; Hétérogénéité des cultures ; Intensification agricole

Résumé :

Les milieux agricoles constituent des habitats essentiels pour de nombreuses espèces mais l'intensification agricole des dernières décennies a provoqué un fort déclin de la biodiversité. Cette intensification a des conséquences tant à l'échelle locale de la parcelle (engrais, pesticides, labour, perte de diversité des espèces cultivées) qu'à l'échelle du paysage (homogénéisation, perte des éléments semi-naturels) et a des dimensions tant spatiales que temporelles (simplification des rotations culturales). L'objectif général de cette thèse est donc (i) d'identifier les processus structurant les communautés dans le temps et l'espace en milieu changeant et hétérogène ; (ii) de tester l'influence de l'hétérogénéité des cultures en terme de composition et de configuration, (iii) ainsi que l'influence des pratiques agricoles plus extensives (agriculture biologique) sur la diversité et la stabilité des communautés.

Nous avons premièrement évalué la part relative de l'environnement vs de la dispersion dans les processus d'assemblage des communautés d'oiseaux. Nos résultats mettent en avant un fort effet de la dispersion dans les milieux agricoles ouverts, par opposition à un effet dominant de l'environnement dans les milieux plus bocagers. Nous concluons que les communautés seraient plus structurées par des processus de type « mass effect » en milieu changeant et par des processus de type « species sorting » en milieux stables.

Dans un deuxième temps, nous avons étudié l'effet de la composition et de la configuration des cultures à travers une analyse inter-sites (comparaison entre 8 sites d'étude en Europe et Canada) nous permettant de vérifier la généralité des effets observés. Nous avons testé si l'effet de l'hétérogénéité était dépendant du niveau d'intensification global de la région ou de sa composition en éléments semi-naturels. Nos résultats montrent globalement un effet positif de la composition en culture agissant en interaction avec les éléments boisés du paysage et dépendant du niveau d'intensification (plus de diversité dans les paysages complexes, boisés et de faible niveau d'intensification).

Troisièmement, nous avons cherché à évaluer l'importance relative des composantes spatiales et temporelles et à mettre en évidence d'éventuels facteurs stabilisant les communautés d'oiseaux face à l'instabilité et l'imprédictibilité des milieux agricoles. Notre hypothèse était que l'hétérogénéité des milieux agricoles pourrait jouer un rôle d'assurance en stabilisant les communautés localement. Nos résultats montrent un turnover important des espèces dans le temps et l'espace et mettent en évidence que les éléments pérennes du paysage (haies) ainsi qu'une configuration complexe contribuent à stabiliser les communautés locales dans le temps.

Enfin nous avons testé l'effet de pratiques agricoles moins intensives (agriculture biologique) à l'échelle du paysage sur la diversité des communautés d'adventices. Nous avons cherché à vérifier l'hypothèse que les parcelles gérées en agriculture biologiques pouvaient constituer des zones refuges et maintenir la diversité des adventices au sein des paysages agricoles via des phénomènes de dispersion à l'échelle de la méta-communauté. Nos résultats montrent un effet positif de l'agriculture biologique à l'échelle du paysage sur la richesse spécifique des champs conventionnels et biologiques, et principalement prononcé en bordure de champs et sur les espèces rares.

En conclusion nous montrons que des solutions existent pour concilier production et biodiversité dans les agro-écosystèmes (selon l'hypothèse de « land sharing ») via un maintien ou un rétablissement de la diversité des cultures associé à la préservation de zones semi-naturelles, ainsi que par le maintien dans les paysages d'exploitations gérées de manière moins intensives pouvant constituer des zones source de biodiversité.

Title : Landscape heterogeneity (crop composition and configuration) and agricultural intensification effects on bird and weed communities in intensive temperate agro-ecosystems

Key-words: Community ecology; Landscape ecology; Agricultural practices; Birds; Weeds; Crop heterogeneity; Agricultural intensification

Abstract :

Agricultural areas represent essential habitats for many species, but the agricultural intensification of the last decades has caused a significant decline in biodiversity. This intensification has consequences both at the local level in fields (fertilizer, pesticides, ploughing, decrease in cultivated crop diversity) and at the landscape level (homogenization, decrease in semi-natural habitats) and impacts both the spatial and temporal levels (decrease in crop rotation complexity). The main objective of this PhD was (i) to identify the structuring processes of bird and weed communities in space and time in changing and heterogeneous landscapes; (ii) to assess crop heterogeneity effects (composition and configuration), (iii) and the impact of more extensive agricultural practices (organic farming) on the stability and diversity of bird communities.

We first assessed the role of environment as it related to dispersal and structuring of bird communities. Our results show a strong dispersal effect in open agricultural landscapes, as opposed to a dominant structuring effect of environment in more wooded agricultural landscapes. We conclude that bird communities could be more structured by a « mass effect » process in changing landscapes and by a « species sorting » process in stable landscapes.

Secondly, we analyzed crop composition and configuration effects in an inter-site study (comparison between eight study sites in Europe and Canada), enabling us to check the generality of the effects we observed. We studied whether or not landscape heterogeneity was dependent on the overall intensification level or on the proportion of semi-natural habitats of the region. Our results show a positive effect of crop composition complexity, interacting with the semi-natural habitats and intensification levels (more diversity in complex landscapes with wooded areas and low intensification levels).

Thirdly, we compared the relative importance of spatial and temporal components, and we tried to identify potential stabilizing factors for bird communities in response to the instability and unpredictability of agricultural landscapes. Our hypothesis is that agricultural landscape heterogeneity can act to ensure the stabilization of the local communities. Our results show a significant species turnover in space and time, and highlight the fact that perennial landscape habitats (hedgerows) as well as complex landscape configurations contribute to the stabilization of local communities over time.

Finally, we assessed the effects of less intensive agricultural practices (organic farming) on weed community diversity at the landscape level. We tested the hypothesis that organic fields can constitute refuge areas and maintain weed diversity in agricultural landscapes via the dispersal processes at the meta-community level. Our results show the positive effects of organic farming on the richness of weed species for both conventional and organic fields, but positive effects were more pronounced in field boundaries and for rare species.

In conclusion, this thesis shows that potential solutions exist to conciliate production and biodiversity in agro-ecosystems (according to the « land sharing » hypothesis) by the preservation or the restoration of crop diversity associated with the conservation of semi-natural habitats, and by supporting less intensive farms which can constitute source areas of biodiversity.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier tout ceux sans qui cette thèse n'aurait pas été possible et qui ont contribué à ce travail.

Un grand merci à **Vincent Bretagnolle**, qui m'a permis de réaliser cette thèse et m'a encadré pendant ces années passées à Chizé, pour mon stage de master 2 puis pour cette thèse. Merci pour la confiance que tu m'a accordé, pour tes nombreux conseils qui m'ont guidé tout en me laissant libre de mes choix et de la disponibilité dont tu as fait preuve.

Un très grand merci également à mes deux co-directeurs Montpelliérains :

- **Nicolas Mouquet** qui fut d'une aide plus que précieuse sur les aspects théoriques et méthodologiques sur les communautés. Cette thèse n'aurait pas été la même sans tes conseils et suggestions toujours utiles. J'ai beaucoup apprécié le fait de pouvoir combiner des questions théoriques à des questions écologiques plus appliquées, même si cela n'a pas toujours été facile. Ce fut en tout cas très enrichissant.
- **Vincent Devictor**, pour tout tes conseils et nos discussions toujours très intéressantes. Nous n'avons peut-être pas été au bout de toutes les idées que nous avons évoquées, mais qui sait, peut-être pourrons-nous concrétiser cela un jour. Approfondir certaines questions via une approche plus fonctionnelle pourrait être très intéressant.

Je tiens également à remercier particulièrement tous les membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce travail : **Jane Lecomte** et **Romain Julliard** comme rapporteurs et **Muriel Tichit** et **Thibaud Decaëns** comme examinateurs.

Merci également à tout ceux qui ont collaboré directement à ce travail :

- **Sabrina Gaba**, qui a suivi mon travail depuis le master et qui a par la suite beaucoup contribué à la partie sur la structuration des communautés de plantes. Merci également pour tes conseils et ton expertise plus globale sur les questions relatives aux communautés qui m'ont aidé pour l'ensemble de la thèse.
- **Luca Börger**, qui m'a co-encadré pour mon master et avec qui j'ai eu l'occasion de poursuivre ce travail durant ma thèse. Merci notamment pour tes conseils en statistiques qui m'ont été très utiles.
- **Helmut Meiss**, qui a fait un travail important sur la mise en forme des données et qui a contribué à l'analyse et aux réflexions sur l'article adventice.
- **Christine Meynard**, avec qui j'ai eu l'occasion de collaborer sur l'article communauté. Merci beaucoup pour l'intérêt que tu as montré pour ce travail et pour les discussions enrichissantes que nous avons eu à ce sujet.

Merci également à tous les membres de mes comités de thèses pour les précieux conseils qu'ils m'ont fourni et qui m'ont permis de ne pas perdre le fil rouge : **Dominique Gravel**, **Stéphane Dray**, **David Mouillot**, **Jean-Louis Martin** et **Clélia Sirami**.

Un grand merci également à **toute l'équipe FarmLand** avec qui j'ai partagé cette aventure !

Merci à **Clélia Sirami**, pour le travail que tu as fourni dans la coordination du projet, l'organisation et l'animation des événements et la collecte et mise en forme des données. Ton énergie et ta motivation inépuisable nous ont permis de surmonter bien des obstacles.

Merci également à **Jean-Louis Martin**, pour ton travail de coordination du projet et les conseils que tu m'as fourni, notamment dans le cadre de mes comités de thèse.

Merci aussi bien-sûr aux **équipes de Montpellier, de Göttingen, de Rennes, de Toulouse, de Catalogne, de la Tour du Valat, de la Grande-Bretagne et d'Ottawa**, chercheurs, contractuels ou étudiants qui ont tous fourni un travail colossal d'organisation, de planification et de collecte des données. Venir à bout des objectifs très ambitieux du projet n'était pas chose facile, et je pense que chacun se souviendra notamment des nombreux jours de terrain qui ont permis de constituer cette grande base de données (qu'il faudra encore quelques années à explorer !).

Une grande ola également pour les « FarmLand girls » : **Carole Vuillot, Annika Hass, Alette Baillod** et **Colette Bertrand**, ainsi qu'à **Romain Carrié** qui a rejoint la team et s'est très bien intégré au sein de cette équipe très féminine ! Merci pour tout ces bons moments, les meeting FarmLand n'auraient pas été les mêmes sans vous !

Un merci très particulier à toute l'équipe du CEBC avec qui j'ai passé ces 3 années :

- **Patrick Duncan**, sans qui je n'aurais peut-être jamais atterri à Chizé. Merci beaucoup pour tes conseils toujours très pertinents et ton optimisme inégalé.

- **Mathieu Liaigre**, pour tout le travail SIG qui t'on valu de subir mes nombreuses questions. Merci également pour les soirées passées à la colloc, même si ton sens de l'œnologie laisse à désirer...

- **Marilyn, Jean-Luc, Nadine, Edo, Thierry** et toute l'équipe bota/entomo qui ont permis de collecter les données et qui ont toujours partagé leur bonne humeur (et leur délicieux gâteaux) aux pauses café !

- L'équipe **ornitho** au complet : **Romain Bonnet, Vallentin Motteau, Alexandre Villers, Benoit Gangloff, Jean-François Blanc, Steve Augiron**, pour ne citer qu'eux mais également à tous les autres qui se sont tous levés tôt pour écouter le chant de l'alouette au petit jour. Merci à vous sans qui je n'aurais jamais eu une base de données aussi complète ! Un merci particulier à **Paul Miguet**, dont j'ai poursuivi le travail et avec qui j'ai pu parler « hétérogénéité » et partager de bons moments.

Merci également à toute l'équipe **Agripop** :

- **Isabelle Badenhauer** : pour ton enthousiasme et ton entrain pour les soirées jeux
- **Nicolas Gross** : pour nos discussions intéressantes et parfois un brin philosophique

- **Bertrand Gauffre** : le George Clooney du H Ouest, qui en plus de nous avoir fait partager sa bonne humeur et son humour décapant nous a procuré notre dose régulière de caféine
- **Pascal Monestiez** : M. Statistique qui m'a parfois bien dépanné
- **Sylvie Houte** : qui m'a permis d'avoir une autre vision de la recherche côté sciences participatives et qui a enrichi ma connaissance sur les abeilles

Merci également à tous les étudiants, thésards et contractuels ou post docs qui ont fait que ces 3 années sont passées très vite !

Merci notamment à la « game team » : **Alexis**, l'entomo spécialiste araignée, dit « lapin », **Gael**, le champion incontesté de Cyclades, **Thomas** et **Alicia** qui n'ont pas leur pareil pour animer une soirée, **Almut** dont l'humour tend à détrôner Gael et **Ronan**, qui m'a initiée à la danse du petit doigt.

Merci également aux thésardes exilées du H est : **Licia**, **Carine** et **Cécile** et ceux du couloir nord : **Gaétane** et **Paul**.

Et merci à tous les autres (très nombreux) que je n'ai pas cité que j'ai croisé plus ou moins longtemps lors de passage mon à Chizé et avec qui j'ai également passé d'excellents moments !

Merci également à tout le personnel du laboratoire, notamment **Arnaud** et **André** pour la gestion informatique, **Patrice** et **Simon** à l'atelier, **Christophe** et **Arnaud** pour les bons petits plats et tout le personnel administratif : **Evelyse**, **Delphine**, **Annie** et **Martine**.

Merci à toute l'**équipe de l'ISEM**, qui m'a toujours très bien accueillie lors de mes séjours à Montpellier.

Merci à **Loïs** pour tes corrections d'anglais et à **ma mère** pour tes relectures.

Enfin un immense merci à **ma famille**, **mes parents**, **mes frères**, toute **ma belle famille** et **mes amis** (notamment **Justine** et **Anne-Laure**) qui m'ont soutenu et encouragé tout au long de ma thèse. Et je finirai par **Cédric**, mon pilier et coach personnel qui m'a supporté à chaque instant et sans qui je n'aurais peut-être pas eu la motivation et la volonté pour me lancer et aller au bout de cette aventure. Je pense que tu as mérité que je te dédis cette thèse !

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	10
I. UNE SIMPLIFICATION DES PAYSAGES MULTI-ECHELLES CONSEQUENCE DE L'INTENSIFICATION AGRICOLE	10
1. UNE EVOLUTION RADICALE DES SYSTEMES AGRICOLES DEPUIS LE DEBUT DU XX ^e SIECLE	10
2. CONSEQUENCES DE L'INTENSIFICATION AGRICOLE SUR LA DIVERSITE DES PAYSAGES	12
a. L'hétérogénéité dans les paysages agricoles, définitions et concepts	12
b. Simplification de la configuration des paysages	13
c. Simplification de la composition des paysages	15
II. CONSEQUENCES DES MODIFICATIONS DES PAYSAGES AGRICOLES SUR L'AVIFAUNE	19
1. UN DECLIN CONSTATE DEPUIS LES ANNEES 60	19
2. LES CAUSES DU DECLIN	21
3. CONSEQUENCE DU DECLIN : VERS UNE HOMOGENEISATION BIOTIQUE DES MILIEUX AGRICOLES ?	21
III. LES COMMUNAUTES ECOLOGIQUES: THEORIES ET ENJEUX	22
1. INTERET DES ETUDES A L'ECHELLE DE LA COMMUNAUTE	22
2. THEORIE GENERALE SUR L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES	23
a. Définition de communauté et meta-communauté	23
b. Bref historique du concept	23
c. Les théories d'assemblages des méta-communautés	24
d. Les 4 paradigmes d'assemblage des meta-communautés	26
3. ANALYSER L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES, ENJEUX ET METHODES	28
IV. HETEROGENEITE ET COMMUNAUTES ECOLOGIQUES: ENJEUX ET PISTES DE REFLEXIONS	29
1. ROLE DE L'HETEROGENEITE SUR LA BIODIVERSITE	29
2. ANALYSE DE LA STRUCTURATION DES COMMUNAUTES EN MILIEU HETEROGENE ET CHANGEANT	31
3. DES PRATIQUES MOINS INTENSIVES POUR PRESERVER LA BIODIVERSITE ? IMPACT DES PRATIQUES AGRO-ENVIRONNEMENTALES ET DE L'AGRICULTURE BIOLOGIQUE	32
4. CONCILIER PRODUCTION ET BIODIVERSITE : DES STRATEGIES POUR AUGMENTER LES SYNERGIES ?	34
V. OBJECTIFS ET PLAN DE LA THESE	36
1. PROBLEMATIQUE ET HYPOTHESES	36
2. CADRE D'ETUDE	38
3. PLAN DE LA THESE	38
MATERIEL ET METHODES	40
I. PRESENTATION DES SITES D'ETUDES	40
II. PROTOCOLE COMMUN « FARMLAND »	41
1. SELECTION DES PAYSAGES	41
2. POINTS D'ECOUTE OISEAUX	44
III. PROTOCOLE SPECIFIQUE SUR LE SITE « PLAINE & VAL DE SEVRE »	46
1. PRESENTATION DE LA ZONE ATELIER PLAINE & VAL DE SEVRE	46
2. POINT D'ECOUTE OISEAUX	47
3. SUIVI DES ADVENTICES	48
PARTIE I	58
AVANT - PROPOS ET RESUME DU CHAPITRE I :	59
PARTIE 2	100
AVANT - PROPOS ET RESUME DU CHAPITRE II :	101
PARTIE III	154
AVANT - PROPOS ET RESUME DU CHAPITRE III :	155

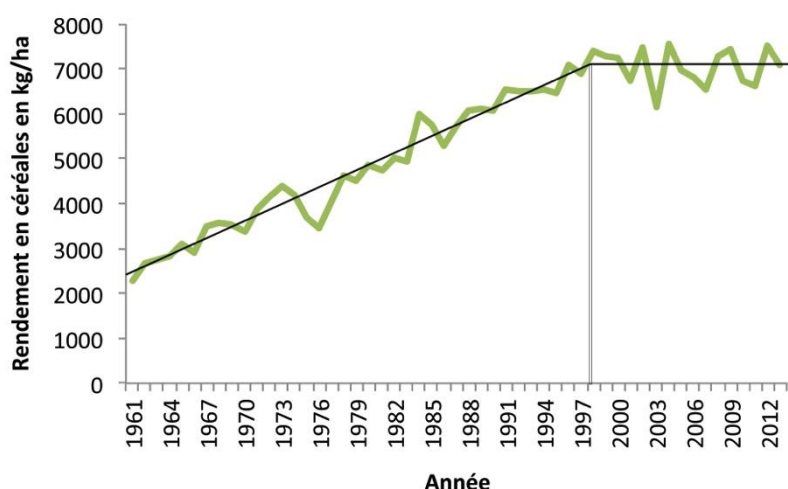
PARTIE 4.....	194
AVANT - PROPOS ET RESUME DU CHAPITRE IV :	195
DISCUSSION	225
I. SYNTHESE DES PRINCIPAUX RESULTATS.....	225
II. LES PROCESSUS ECOLOGIQUES IMPLIQUES A L'ECHELLE DU PAYSAGE, HYPOTHESES THEORIQUES	226
III. EFFET DE L'HETEROGENEITE SUR LA BIODIVERSITE, VERIFICATION DE CES HYPOTHESES EN SYSTEME REEL	232
IV. IMPORTANCE DE L'ECHELLE.....	234
V. LES PROCESSUS SOUS-JACENTS POUVANT INFLUER SUR L'EFFET DES ZONES AGRICOLES MOINS INTENSIVES.....	235
VI. SYNTHESE SUR L'EFFET DE L'AGRICULTURE BIOLOGIQUE ET DES MAE (MESURES AGRO-ENVIRONNEMENTALES) DANS LA BIBLIOGRAPHIE	236
VII. STABILITE DES COMMUNAUTES ET DES FONCTIONNALITES ECOLOGIQUES EN MILIEUX HETEROGENES	238
CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	240

INTRODUCTION

I. Une simplification des paysages multi-échelles conséquence de l'intensification agricole

1. Une évolution radicale des systèmes agricoles depuis le début du XX^e siècle

Fig. 1 Variation des rendements en céréales en France depuis les années 60 (Source : Banque mondiale, 2015)



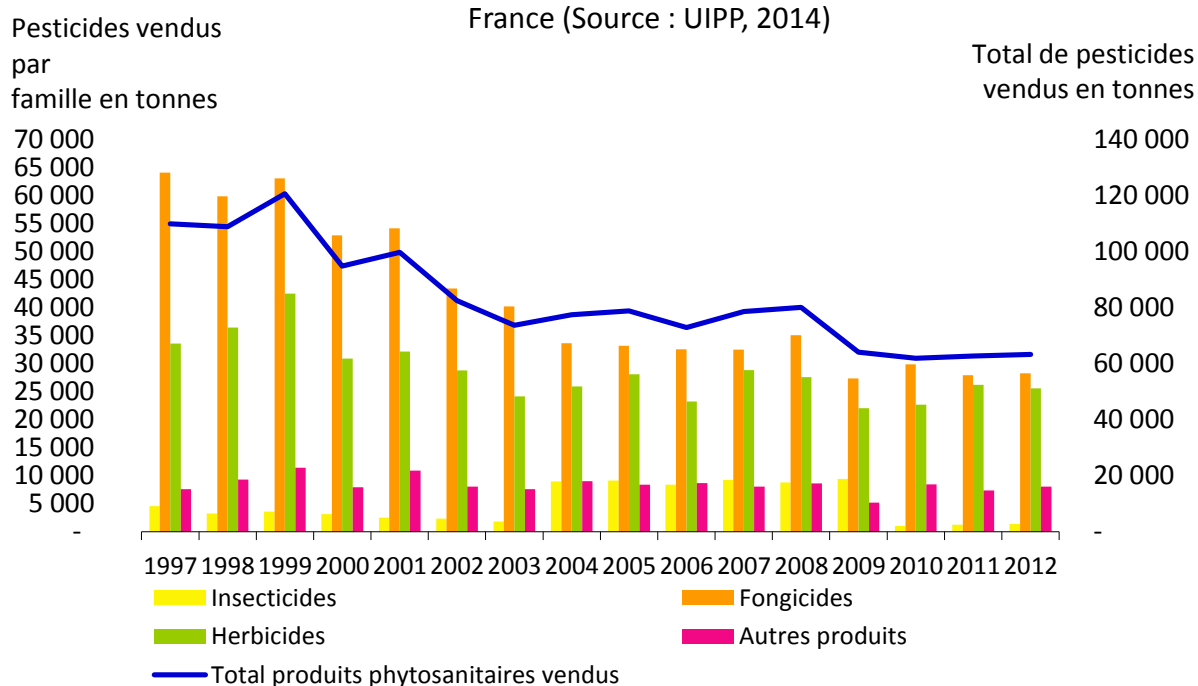
Dans la deuxième moitié du XX^e siècle, tandis que l'Europe se reconstruit des suites de la seconde guerre mondiale, l'agriculture va connaître de profonds changements pour répondre aux nouveaux besoins d'une société en profonde évolution (Stoate *et al.*, 2009). La croissance démographique importante, la désertion progressive de la main-d'œuvre des campagnes pour les villes, ainsi que la concurrence de l'agriculture avec les autres

utilisations de l'espace vont engendrer la nécessité de moderniser l'agriculture afin d'optimiser la production en termes d'espace, de temps et de main-d'œuvre (Griffon, 2006). Cette intensification de l'agriculture se base sur une mécanisation accrue, l'utilisation massive de fertilisants inorganiques de synthèses, alliée à l'utilisation de produits phytosanitaires, ainsi que de la sélection variétale (Griffon, 2006). Ces mesures ont pour conséquence un accroissement considérable des rendements en Europe. Ainsi en France les rendements en céréales triplent en une trentaine d'années (Figure 1). Mais cette augmentation s'accompagne d'une pollution accrue des eaux souterraines et des sols (Stoate *et al.*, 2009), une augmentation importante de l'émission des gaz à effet de serres (Tubiello *et al.*, 2014), de risques accrus pour la santé du fait de la toxicité de nombreux produits phytosanitaires (Blair *et al.*, 2015) et d'impacts importants sur la biodiversité des milieux agricoles (Stoate *et al.*, 2001, De Snoo, Scheidegger & Jong, 1999). Associé à ces externalités négatives, on constate d'autre part un plafonnement des rendements des grandes cultures depuis la fin des années 90 (voir Figure 1 pour les céréales en France et Ray *et al.*, 2012 pour les tendances au niveau mondial de diverses cultures). Les raisons de ce plafonnement font encore aujourd'hui débat et diverses causes potentielles ont été soulevées comme l'évolution des itinéraires techniques, un effet négatif du raccourcissement des rotations culturales sur la fertilité des sols, le remplacement des légumineuses dans les rotations, la perte de matière organique des sols ou encore les changements climatiques (Brisson *et al.*, 2010 ; Lobell *et al.*, 2011, Agreste, 2008).

Ces divers constats mettent en avant les limites de l'agriculture intensive et soulignent la nécessité d'une évolution drastique de nos systèmes de culture. Depuis les

dernières décennies, la notion d'agro-écologie se développe, avec l'idée de favoriser les synergies entre production agricole et fonctionnement des écosystèmes (Le Roux *et al.*, 2008). On parle alors de « services écosystémiques » ou services rendus par l'environnement comme la pollinisation ou le contrôle biologique des ravageurs de cultures, dont les bénéfices et les coûts sont évalués monétairement (Gómez-Baggethun *et al.*, 2010). Des programmes d'incitation à la réduction des produits phytosanitaires sont mis en place, comme la « directive européenne pesticide » de 2009 ou le plan « Ecophyto » lancé en France en 2008 des suites du Grenelle de l'environnement. Cependant si l'utilisation des produits phytosanitaires et l'apport de fertilisant inorganique sont en diminution depuis les années 90, cette tendance semble se stabiliser depuis les dernières années (Figure 2 et 3).

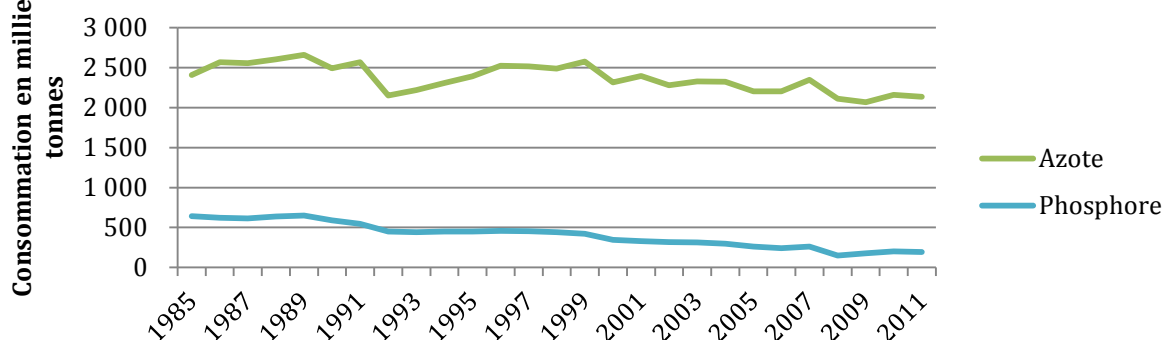
Fig. 2 Variation des quantités de produits phytosanitaires vendues en France (Source : UIPP, 2014)



Champ : France métropolitaine.

Sources : SSP - UIPP Traitements : SOeS, 2014

Fig.3 Variation de la consommation de fertilisants minéraux par l'agriculture en France (Source : Commission européenne, 2015 a, b)

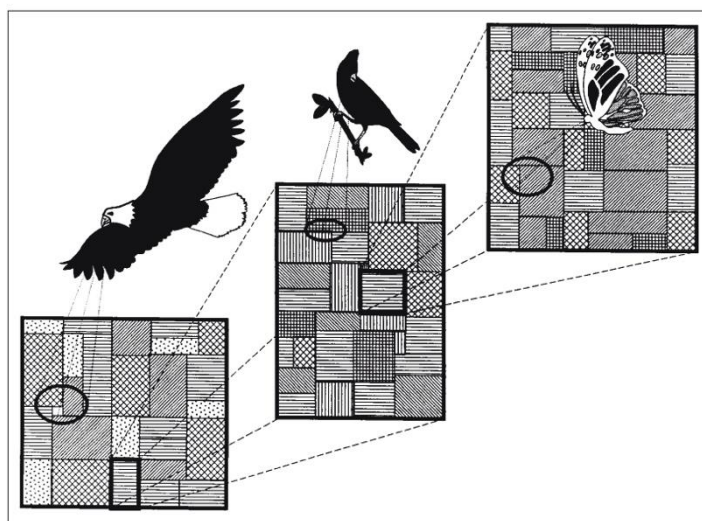


2. Conséquences de l'intensification agricole sur la diversité des paysages

a. L'hétérogénéité dans les paysages agricoles, définitions et concepts

La définition même de paysage est sujette à discussion. Cette définition pourra varier en effet selon les études et le taxon étudié. On définit cependant généralement le paysage

Fig. 4 Variation de la perception de l'hétérogénéité selon le taxon considéré (Source : McGarigal & Marks, 1995)



comme une surface de taille intermédiaire entre l'échelle moyenne du territoire de l'espèce étudiée et sa distribution à l'échelle régionale. Les études conduites à l'échelle du paysage s'intéressent donc aux processus à moyenne échelle entre l'échelle locale (micro-échelle) et l'échelle régionale (macro-échelle), (Dunning *et al.*, 1992). Ces paysages peuvent être caractérisés d'une part selon leur composition, c'est-à-dire la nature, la taille ou la proportion relative des éléments qui le compose, et d'autre part selon leur configuration, correspondant à la structure, la forme et l'agencement spatial de ces différents éléments (Turner 1989, Dunning *et al.*, 1992). On désigne généralement par patch, une unité homogène au sein de ce paysage. Là encore la définition d'un patch dépendra de l'échelle considérée ainsi que du taxon étudié et de sa perception de l'environnement. Ainsi un habitat qui pourra sembler homogène pour une espèce, ne le sera pas forcément pour une autre espèce sensible à grain d'hétérogénéité plus fin (Fig. 4).

Cette perception varie également en fonction de l'utilisation de ces différents habitats par l'espèce. Ainsi une espèce utilisant indépendamment 2 ou 3 types de couverts différents pour s'alimenter ou nicher pourra considérer ces couverts comme équivalent en termes de fonction, de même en ce qui concerne des milieux considérés comme

défavorables ou hostiles qui seront évités de la même manière quelles que soit leurs différences. À l'inverse deux patchs que l'on pourrait à priori considérer de même nature (ex : 2 parcelles de blé) pourront être jugés différents en termes de favorabilité par une espèce sensible par exemple aux différences de phénologie ou de hauteur du couvert. C'est que l'on pourra appeler l'hétérogénéité fonctionnelle (voir Fahrig *et al.*, 2011). La manière de définir l'hétérogénéité sera alors cruciale dans l'interprétation des résultats.

Nombreuses métriques permettent ainsi que caractériser l'hétérogénéité d'un paysage, selon ces deux composantes de composition et configuration. Pour la composition, on pourra par exemple décrire l'abondance relative d'un type de patch (ex : la proportion de forêts dans un paysage), ou caractériser la diversité de ce paysage par exemple en calculant le nombre de patchs différents ou encore la diversité de Shannon du paysage (diversité pondérée des patchs par leur abondance relative). La configuration pourra se mesurer via la taille moyenne des patchs dans le paysage, la forme de ces patchs, la longueur linéaire de bordure dans le paysage ou encore par exemple par des indices de connectivité entre ces patchs et de fragmentation du milieu (Turner, 1989 ; Dunning *et al.*, 1992 ; Riitters *et al.*, 1995 ; Wu *et al.*, 2002)

b. Simplification de la configuration des paysages

L'intensification des pratiques agricoles a pour conséquence une modification très importante des paysages. Tandis que la surface totale utilisée par l'agriculture diminue (Figure 5a) de même que la force de travail (Figure 5b) et le nombre d'exploitations agricoles (Figure 5c), la taille moyenne de ces exploitations augmentent fortement (Figure 5d). Les exploitations de petites tailles disparaissent progressivement au profit des grandes exploitations de plus de 50 ha (Figure 6). Ainsi l'Agreste estime qu'en 2010 en France, les grandes exploitations (dont la production standard brute dépasse 100 000 euros) assurent à présent 80 % du potentiel de production contre 73 % en 2000 (Agreste, 2011).

Fig. 5 Indicateurs d'intensification agricole à l'échelle de l'Europe (source : Commission européenne 2015, c,d,e)

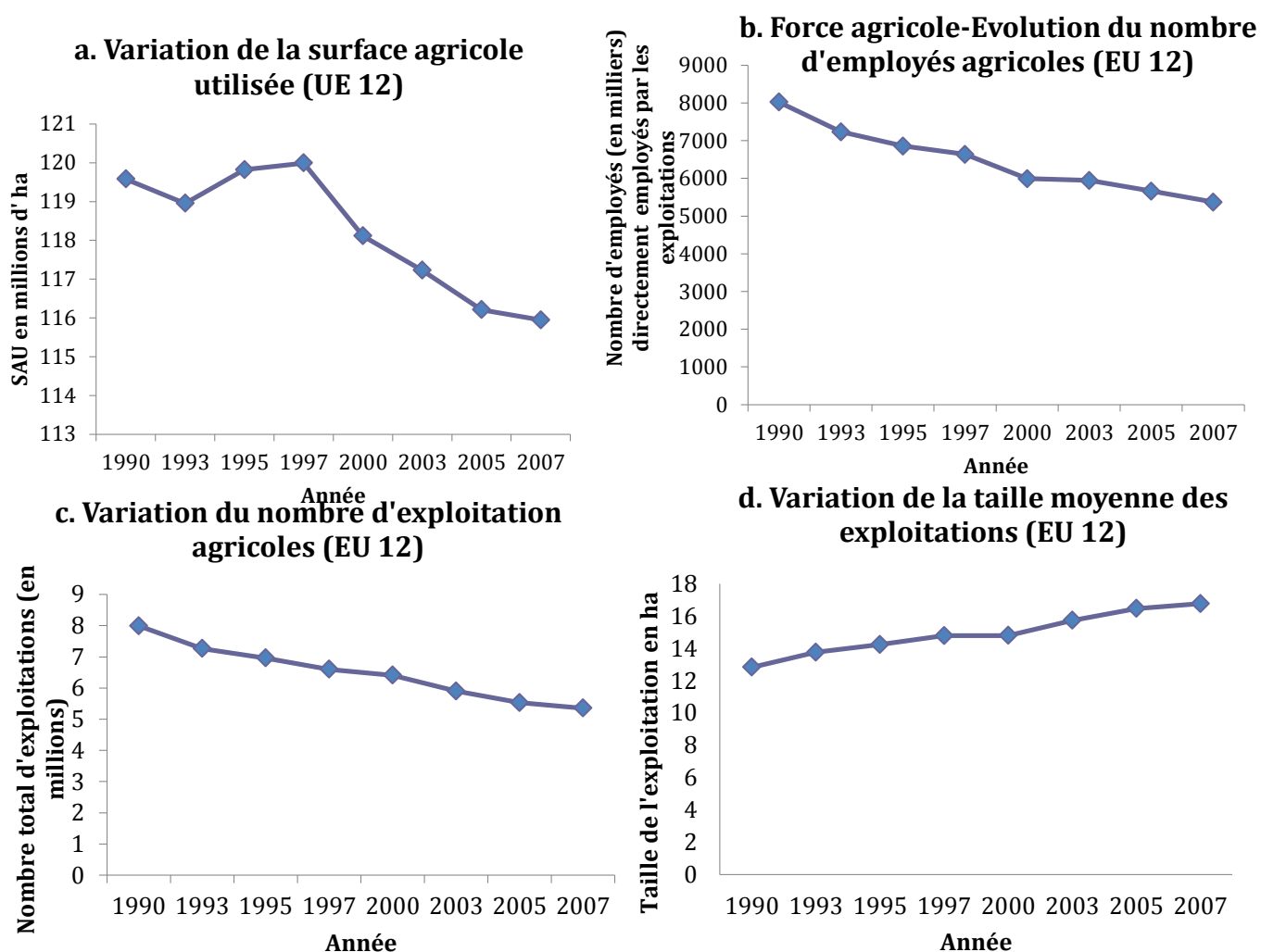
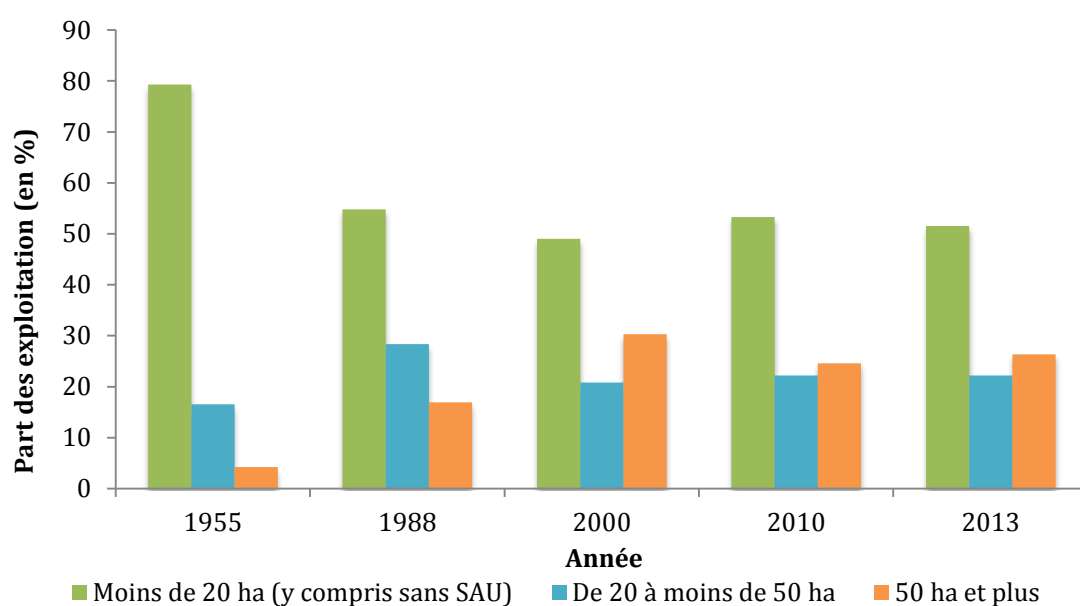


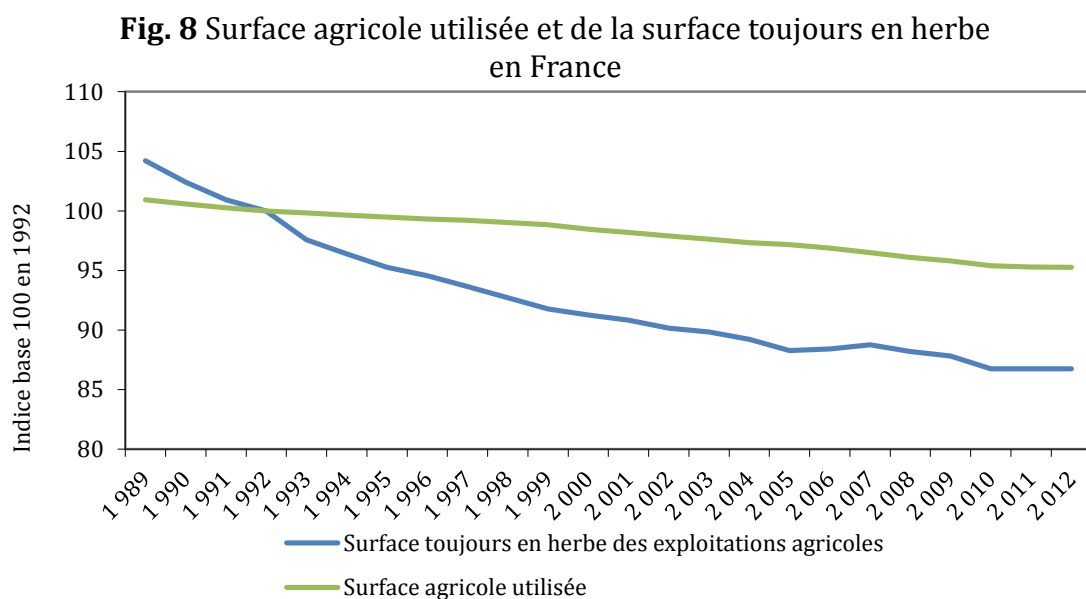
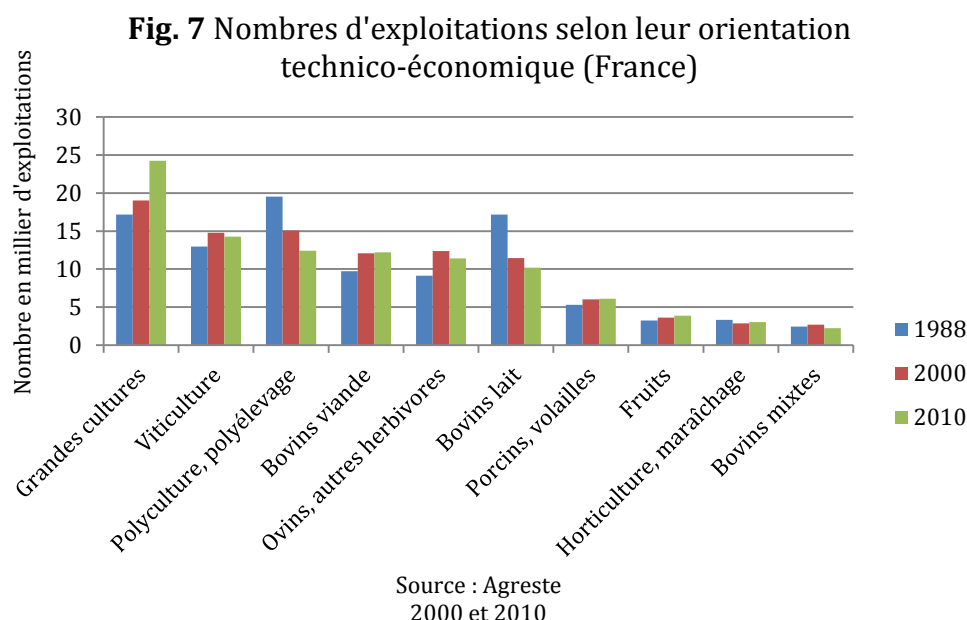
Fig. 6 Répartition des exploitations agricoles françaises par taille de Surface Agricole Utile (SAU) (source : Agreste, 1955, 2000, 2013)



Depuis les années 50, on constate ainsi un profond remembrement des exploitations afin de faciliter le travail mécanisé, les haies et bordures enherbées entourant les champs disparaissent progressivement pour permettre le regroupement des parcelles agricoles (Stoate *et al.* 2009).

c. Simplification de la composition des paysages

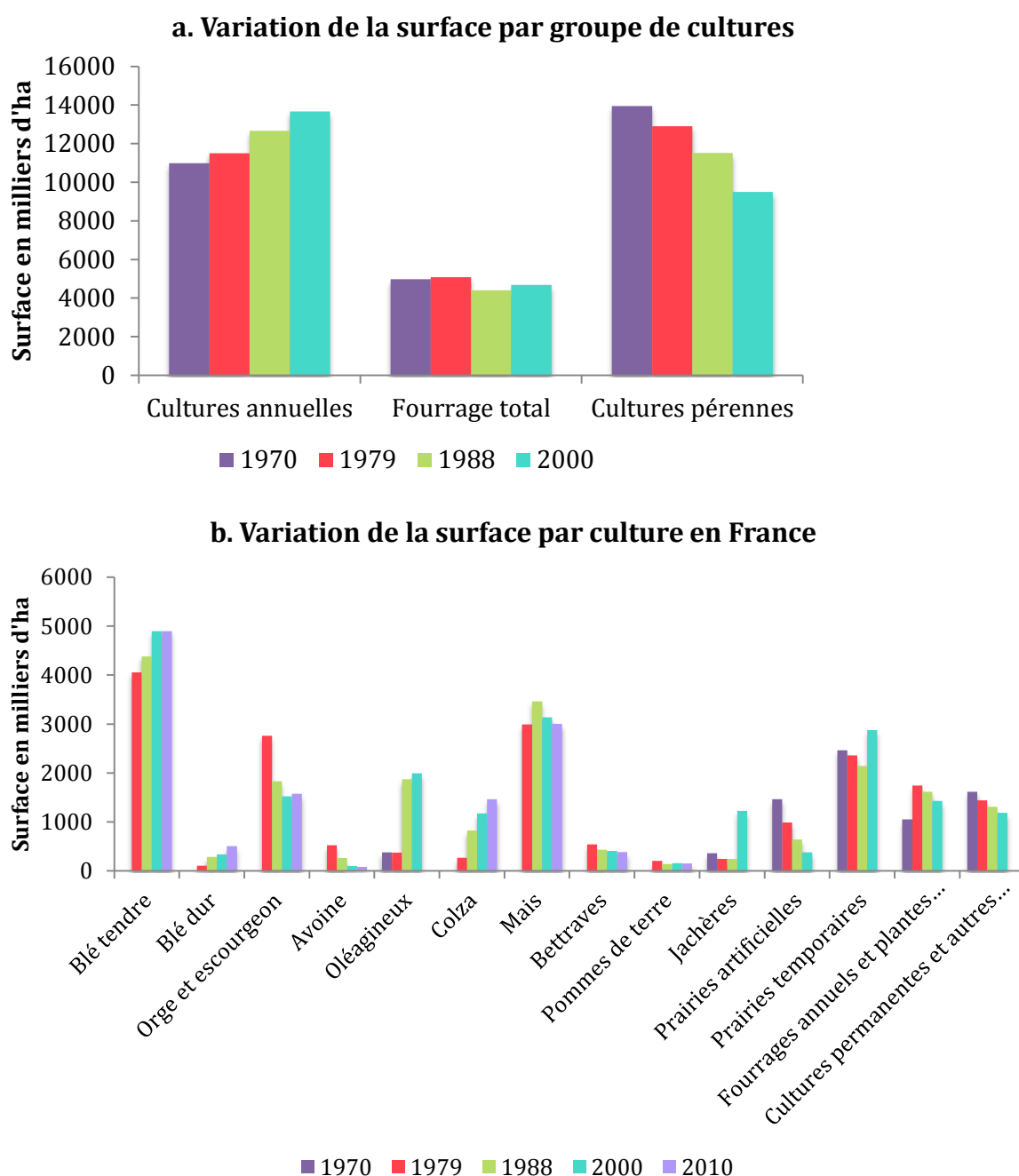
Les exploitations et les régions tendent de plus à se spécialiser (Stoate *et al.* 2009) et le nombre d'exploitations en polyculture-élevage diminue au profit des grandes cultures (Fig. 7). Cette restructuration des exploitations s'accompagne d'une diminution des surfaces semi-naturelles comme les haies ou les surfaces boisées, des bordures de champs herbacées (Stoate *et al.*, 2009) ainsi qu'une baisse importante des prairies permanentes (voir Figure 8 pour l'évolution des surfaces toujours en herbes en France).



Source : Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie, 2015

Cette simplification des paysages se traduit également par une diminution du nombre d'espèces végétales cultivées, et on estime aujourd'hui que 95 % de la consommation mondiale n'est basée que sur seulement 30 espèces végétales, dont 3 (blé, riz et maïs) représente 50 % de la consommation (Rahmann, 2011). À cette réduction du nombre d'espèces cultivées s'associe de plus une diminution du nombre de variétés cultivées ainsi qu'un appauvrissement génétique important (75 % de la diversité génétique des plantes cultivées aurait déjà été perdue, selon Rahmann, 2011).

Fig. 9 Variation de la SAU par type de culture en France entre 1970 et 2010 (Source : Agreste, 2003 et 2012)



En France, on note ainsi une forte progression des cultures de blé tendre et blé dur et oléagineux (dont colza), ainsi qu'une forte régression des cultures d'orge et des prairies (Fig. 9).

Tous ces facteurs contribuent ainsi à une diminution de l'hétérogénéité spatiale des paysages agricoles. Mais l'intensification tend également à entraîner une baisse de diversité temporelle du fait de la simplification des rotations culturales et de la diminution des intercultures, conséquence notamment de la spécialisation des exploitations. Si la monoculture est aujourd'hui fortement remise en cause, la tendance aux rotations courtes se maintient (Bisault & Pointereau, 2006). La nature des rotations est également à considérer. Ainsi l'enquête sur les pratiques culturales en France menée par l'agreste en 2011, montre que seulement 10% de la surface en grandes cultures intégrait des légumineuses dans les rotations. Cette surface est cependant plus importante pour les parcelles de grandes cultures gérées en agriculture biologique (25%). De plus les parcelles de grandes cultures en agriculture biologique intègrent plus souvent des prairies dans leur rotation (64% des surfaces contre 16% en conventionnel), (Agreste, 2014). Cette simplification des rotations semble compenser dans certains systèmes par une utilisation accrue de pesticides. Ainsi une analyse des pratiques culturales menée en 2006 par l'Agreste montre que les systèmes de colza menés en rotations courtes avec labour peu fréquents, utilisent en moyenne plus de fertilisants et de pesticides que les systèmes à rotation longue et labour fréquent (Agreste, 2010_2).

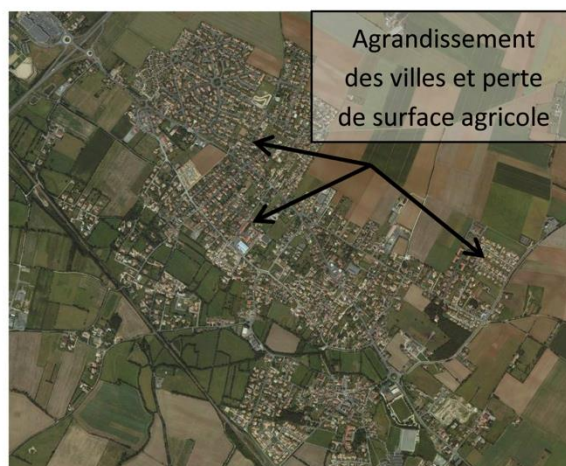
Cette transformation des paysages est également très marquée à l'échelle locale. La figure 10 présente un exemple de modification de paysages en l'espace de 50 ans, autour de 3 villages de la région Poitou-Charentes. Les photographies aériennes font clairement apparaître une simplification très importante des paysages en termes de configuration (augmentation importante de la taille des parcelles) et de composition (diminution des éléments boisés, urbanisation et diminution des surfaces cultivées).

Fig. 10 Evolution du paysage dans la zone d'étude « Plaine et Val de Sèvre » entre 1958 et 2007

Aiffres, 1958



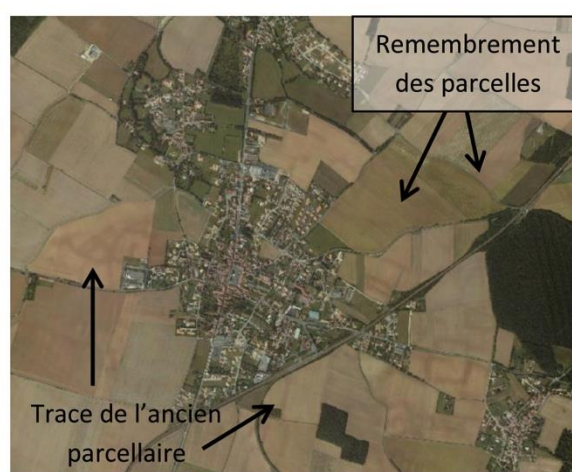
Aiffres, 2007



Beauvoir-sur-Niort, 1958



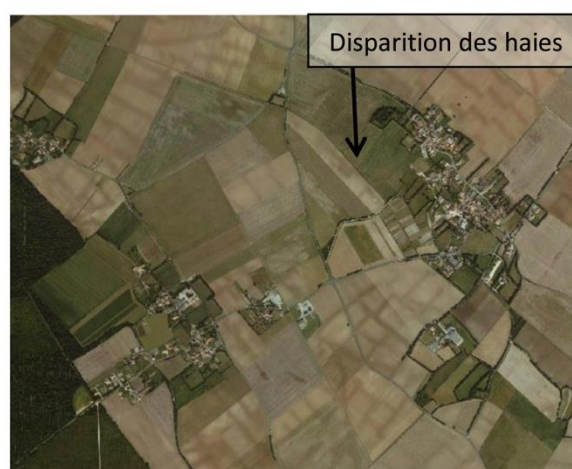
Beauvoir-sur-Niort, 2007



Les fosses, 1958



Les fosses, 2007



II. Conséquences des modifications des paysages agricoles sur l'avifaune

1. Un déclin constaté depuis les années 60

Dès les années 60, des premiers cris d'alarme commencent à retentir, dénonçant les risques de l'agriculture intensive sur l'environnement et la biodiversité qui compose ces milieux. Ainsi en 1962, dans son livre « Silent spring » (Printemps silencieux), Rachel Carson alerte sur les risques liés aux pesticides (comme le DDT) sur l'environnement et la biodiversité, en prenant notamment l'exemple des oiseaux, dont la reproduction serait affectée du fait de l'amincissement de la coquille de leurs œufs (Carson, 1962). Les oiseaux, ainsi que les autres espèces situées au sommet des réseaux trophiques, pourraient en effet être particulièrement affectés par la toxicité de ces molécules du fait de la bioaccumulation. Plus de 50 ans plus tard, ce constat des risques des pratiques agricoles intensives sur la biodiversité reste plus que jamais d'actualité et le déclin observé des oiseaux des milieux agricoles continue à un rythme alarmant. Une étude menée par Krebs *et al.*, 1999 sur une période de suivi d'une vingtaine d'années en Grande-Bretagne estimait que 10 millions d'oiseaux nicheurs de 10 espèces différentes avaient disparu des campagnes anglaises. Le déclin d'espèces spécialistes de ces milieux comme le Bruant proyer est estimé à plus de 5 % par an.

En France le programme STOC a évalué un déclin de 30 % des effectifs d'alouette des champs et de bruants proyers depuis 1989. Une étude plus récente de Inger *et al.*, 2015 montre que ce déclin touche actuellement plus fortement les espèces communes que les espèces rares (dont les effectifs tendent à augmenter, en partie du fait des mesures de conservation adoptées pour la protection de ces espèces cibles). D'autres études (Devictor *et al.* 2008, Siriwardena, 1998) mettent de plus en avant une plus grande vulnérabilité des espèces spécialistes en termes d'habitat. Les figures 11 et 12 montrent les tendances observées au cours des dernières décennies sur les oiseaux communs en Europe et en France métropolitaine, respectivement. Les suivis longs termes montrent clairement un déclin plus prononcé des oiseaux affiliés aux milieux agricoles par opposition aux espèces forestières ou généralistes qui voient leur abondance augmenter.

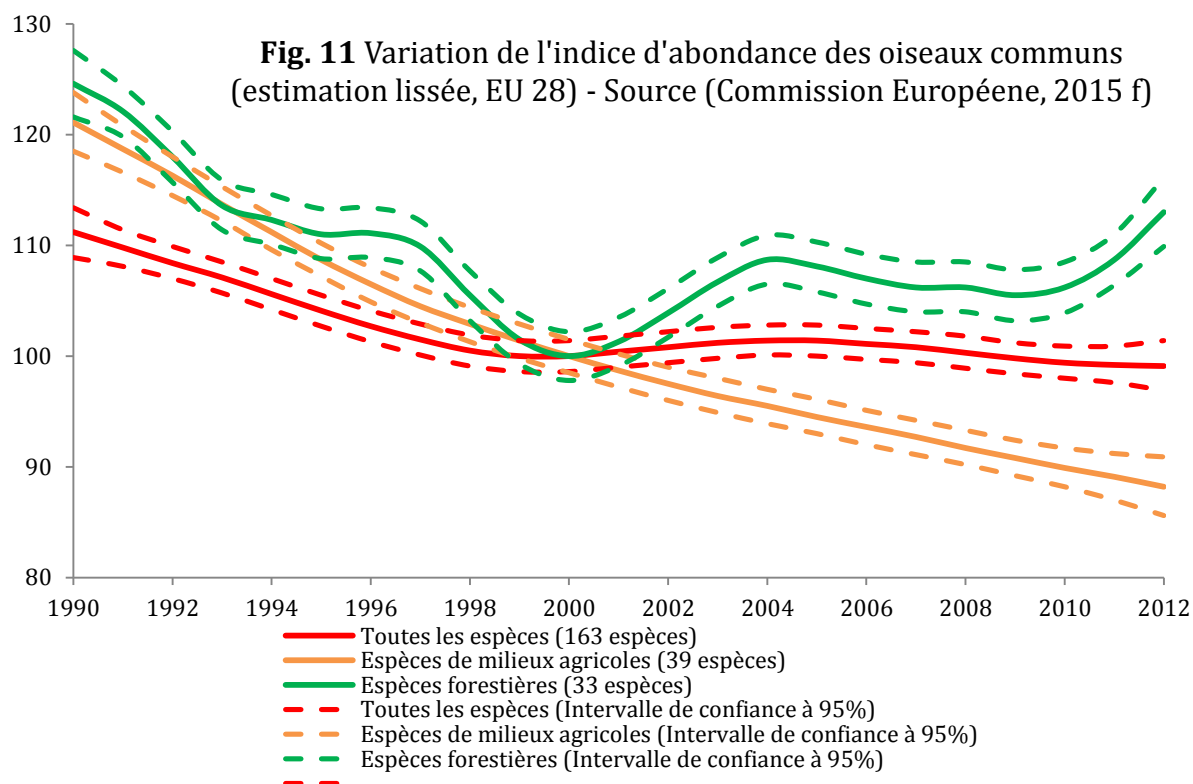
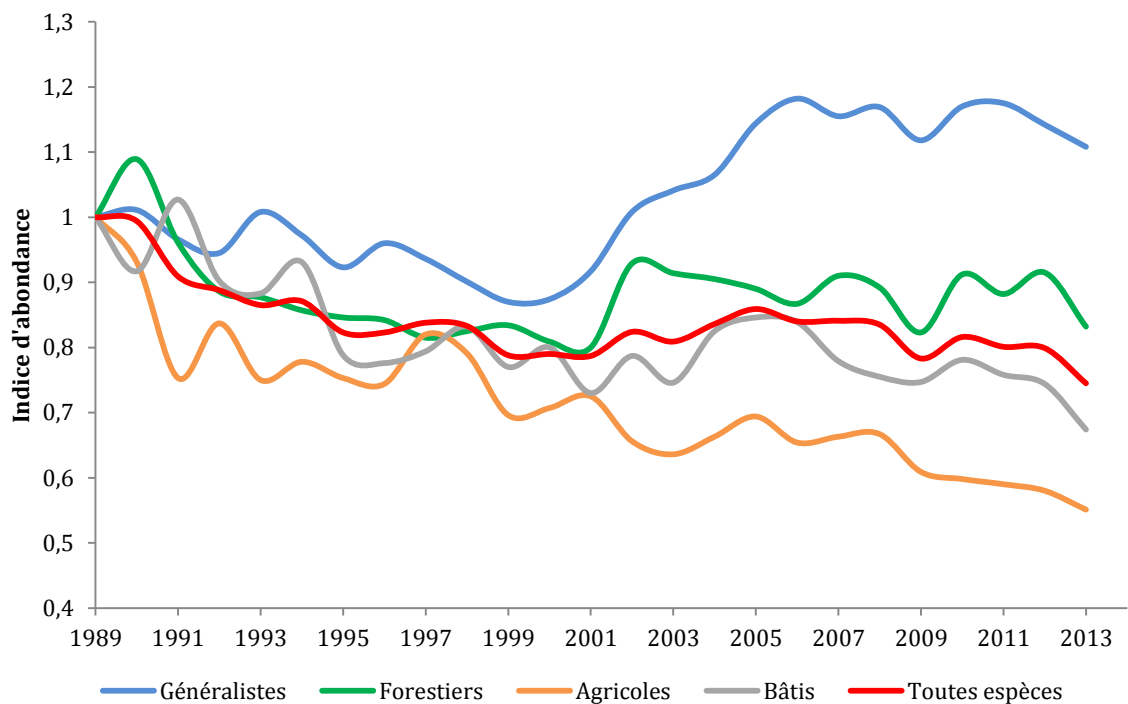


Fig. 12 Variation de l'indice d'abondance de suivi des oiseaux communs en France (source : MNHN-CRBPO, 2014)



2. Les causes du déclin

Si l'une des premières raisons qui fut évoquée concerne l'effet nocif des pesticides (Carson, 1962), les recherches actuelles montrent que les causes de ce déclin sont multiples (Stoate *et al.*, 2001, Berg *et al.*, 2015, Fuller *et al.*, 1995). Il reste cependant couramment admis que le déclin observé est une conséquence directe de l'intensification agricole des dernières décennies (Krebs *et al.*, 1999, Stoate *et al.*, 2001, Gil-Tena *et al.*, 2015). Il a été en effet montré que les pesticides pouvaient jouer un rôle négatif direct, en affectant la survie des individus ou en réduisant leur capacité de reproduction (Carson, 1962, Bro *et al.*, 2015, Lopez-Antia *et al.*, 2015) ; mais également indirecte en réduisant les ressources alimentaires (arthropodes ou adventices) (Hart *et al.*, 2006). Mais bien que les molécules les plus dangereuses (comme le DDT) soient aujourd'hui interdites en France le déclin se poursuit.

D'autres causes ont donc été pointées. La première concerne la perte des éléments semi-naturels comme les éléments boisés (Hinsley & Bellamy, 2000) ou les prairies (Toivonen, Herzon & Kuussaari, 2015). Les travaux agricoles plus fréquents du fait de la mécanisation peuvent également provoquer directement des pertes (destruction des nids), notamment pour les espèces nichant au sol (comme l'Alouette des champs ou le Busard cendré) (Santangeli *et al.*, 2015 ; Bretagnolle *et al.*, 2011 ; Gruebler *et al.*, 2012). Pour ces espèces nichant au sol, des études ont montrés que la hauteur du couvert végétal était déterminante dans le choix d'un site de nidification. Donald *et al.*, 2001 montre ainsi une préférence de l'alouette des champs pour les céréales de printemps par opposition aux céréales d'automne dont le couvert est généralement trop haut en période de reproduction. Cependant on constate actuellement une tendance générale au remplacement de ces céréales de printemps au profit des céréales d'automne, ce qui pourrait contribuer vraisemblablement au déclin de cette espèce (Newton, 2004).

Enfin, une dernière hypothèse serait que la simplification des paysages (perte d'hétérogénéité au niveau composition et configuration) pourrait également être en partie responsable du déclin de diverses espèces associées aux milieux agricoles. Si cette idée est déjà suggérée depuis quelques années, comme dans celle de Bignal et McCracken, 1996, et que des hypothèses théoriques sur l'effet potentiel de l'hétérogénéité ont depuis été suggérées (Fahrig *et al.*, 2011 ; Dunning *et al.*, 1992 ; Andrén *et al.*, 1997 ; Brotons *et al.*, 2005), peu d'études ont cependant testé ces hypothèses sur des données à fine échelle, et la plupart ne définissent la complexité d'un paysage que par rapport à sa proportion d'éléments semi-naturels. Devictor & Jiguet, 2007, montrent par exemple un effet positif de la diversité des éléments semi-naturels à l'échelle du paysage sur la richesse et la stabilité des communautés d'oiseaux. Mais l'effet de la diversité des cultures est plus rarement considéré. Miguet, Gaucherel & Bretagnolle, 2013, ont cependant montré un effet positif de la diversité en culture sur l'alouette des champs. Mais des études complémentaires restent nécessaires à l'échelle des communautés.

3. Conséquence du déclin : Vers une homogénéisation biotique des milieux agricoles ?

A l'échelle mondiale, les différences régionales de biomes, associées aux barrières physiques naturelles à la dispersion des espèces ont permis une diversification des espèces importante. Des exemples dans l'histoire de la terre montrent

qu'une perte de ces barrières physiques peut conduire à l'homogénéisation des espèces à l'échelle régionale (Olden, 2006). On entend ainsi par homogénéisation biotique une augmentation des similarités taxonomiques, génétiques ou fonctionnelles de différents biomes dans un intervalle de temps donné (Olden, 2006). Selon Baiser *et al.*, 2012, cette baisse de similarité peut cependant résulter de deux processus distincts affectant la richesse spécifique elle-même ou le turnover spatial des espèces. Les pertes ou gains d'espèces peuvent ainsi réduire les différences de richesse entre deux localités et donc augmenter leur similarité (ici on ne s'intéresse qu'à la différence de richesse et non à l'identité des espèces). Une modification du turnover spatial des espèces implique en revanche soit la perte d'espèces uniques à une localité ou le gain d'espèces communes dans les différents sites, résultant également à une homogénéisation entre sites.

Si Darwin faisait déjà ce constat en 1859, ce n'est que plus récemment que l'on a commencé à réellement évoquer la possibilité d'un processus d'homogénéisation biotique favorisé par les activités humaines (Olden, 2006). Ainsi il est aujourd'hui admis que les activités humaines, en faisant disparaître certaines barrières (ex : Canal de Suez) ou en favorisant les déplacements d'espèces (ex : problématiques des espèces invasives) peuvent fortement contribuer à ce phénomène d'homogénéisation biotique à différentes échelles (Olden, 2006). Si les premières études dans ce sens décrivaient ce phénomène à l'échelle biogéographique, on parle aujourd'hui d'homogénéisation biotique à échelle plus locale. Ainsi Filippi-Codaccioni *et al.*, 2010 pointe notamment ce risque concernant les milieux agricoles, montrant ainsi une diminution des espèces d'oiseaux spécialistes des milieux agricoles, au profit des espèces généralistes.

Face à la simplification de plus en plus marquée des milieux agricoles, cette interrogation semble ainsi pleinement justifiée et souligne l'intérêt de s'intéresser à différentes composantes de la biodiversité, notamment l'étude de la diversité bêta (diversité entre sites) au sein de ces milieux. En effet un constat comme une augmentation des espèces généralistes au détriment d'espèces spécialistes pourrait se traduire par une stagnation voir une augmentation de la richesse locale (alpha) ou régionale (gamma) mais une diminution de la diversité inter-sites ou bêta diversité (et donc une disparition du caractère unique des sites à échelle locale), qui serait totalement ignorée par une étude portant uniquement sur la richesse moyenne. Pour cette raison, on choisira donc cette thèse d'analyser à la fois la diversité alpha et gamma des communautés (chapitre 1, 3 et 4) mais également la diversité bêta (chapitre 2, 3 et 4).

III. Les communautés écologiques: théories et enjeux

1. Intérêt des études à l'échelle de la communauté

Afin d'évaluer les conséquences de l'intensification agricole sur la biodiversité, il est donc intéressant de l'appréhender cette question à l'échelle des communautés écologiques. Beaucoup d'études se sont en effet intéressées aux conséquences sur l'abondance et la distribution d'une espèce précise ou ont tenté de mettre en évidence les effets sur la richesse spécifique globale. Ces études apportent une information intéressante mais ne permettent pas par exemple de prendre en compte les interactions entre espèces (comme par exemple des phénomènes de compétition ou de facilitation)

ni d'avoir une information précise sur l'abondance relative des différentes espèces (à différentes échelles) et sur leur évolution relative. Cette échelle d'analyse, moins explorée, fournit cependant un niveau d'information supplémentaire. Nous avons donc choisi au cours de cette thèse de s'intéresser non seulement aux conséquences de l'intensification sur la diversité en espèces mais également d'analyser les processus agissant sur la structuration des communautés. Ceci nous permettra à la fois d'avoir une idée générale de la réponse de la communauté dans son ensemble mais également de la variabilité des réponses des différentes espèces au sein de cette communauté. En analysant les processus à différentes échelles spatiales (locale et régionale) nous chercherons à mettre en évidence notamment l'influence relative de l'environnement et de la dispersion sur la structuration des communautés.

2. Théorie générale sur l'assemblage des communautés

a. Définition de communauté et meta-communauté

Une communauté écologique est généralement définie comme un ensemble d'espèces (le plus souvent de même niveau trophique), coexistant et interagissant localement. L'écologie des communautés consiste donc en l'analyse des patrons de distribution des espèces en termes d'abondance et de richesse, ainsi qu'en l'étude des interactions entre espèces (Logue *et al.*, 2011). Par extension, on définit la meta-communauté comme un ensemble de communautés reliées ensemble par des phénomènes de dispersion (Leibold *et al.*, 2004).

b. Bref historique du concept

L'écologie des communautés se formalise et prend réellement son essor dès le début des années 60. Hutchinson en 1957 théorise le concept de niche écologique comme un hypervolume représentant l'ensemble des conditions environnementales nécessaires à la survie et au développement d'une espèce. Mac Arthur et Wilson (1963, 1967) proposent quant à eux une explication spatiale de la répartition des espèces grâce à la théorie de la biogéographie insulaire (modèle expliquant la richesse spécifique d'une île en fonction de sa taille et de son éloignement au continent) (Warren *et al.* 2015). Levins en 1969, introduit quant à lui le concept de méta-population, considérant l'habitat comme un ensemble de patchs dans une matrice de non-habitat. La méta-population se définit donc comme l'ensemble de la population d'une même espèce présente dans ces patchs, interconnectée par des phénomènes de dispersion (Hanski, 1998). Le concept de meta-communauté découle de celui des meta-populations, appliqué à l'échelle de la communauté (différentes espèces) (Leibold *et al.*, 2004). À partir des années 2000, l'écologie des communautés va connaître un nouveau souffle suite à la publication de la théorie neutre de la biodiversité par Hubbel en 2001, qui propose un modèle d'assemblage des communautés reposant uniquement sur des processus démographiques stochastiques et des phénomènes de dispersion (Hubbel, 2001).

c. Les théories d'assemblages des méta-communautés

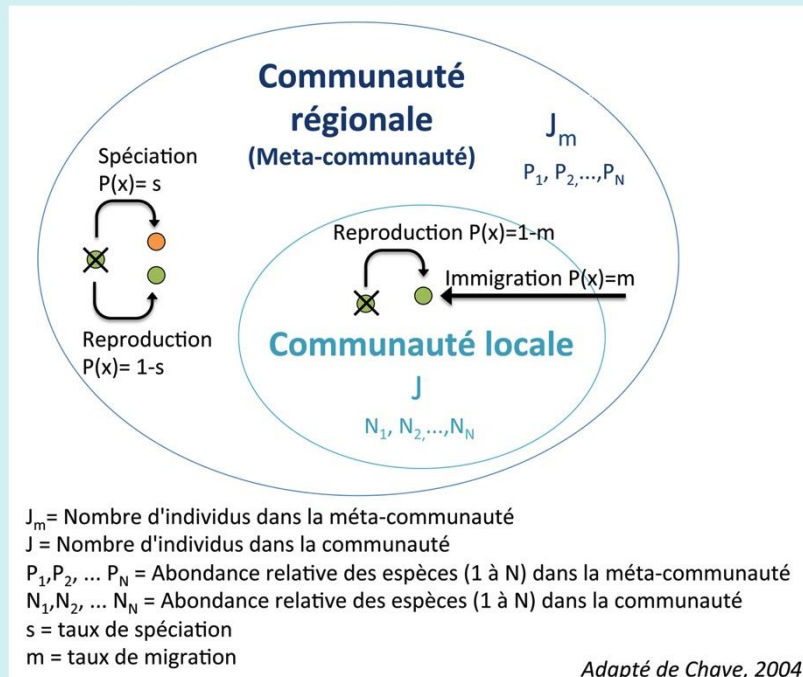
Mais si le concept théorique de meta-communauté semble assez simple, l'étude des processus d'assemblage de ces communautés et leur test sur des systèmes réels sont beaucoup plus complexes (Meynard *et al.*, 2013). Généralement, on considère que les communautés sont structurées par un ensemble de processus : interactions biotiques (compétition, facilitation, prédation, etc.), environnement, ainsi que par des processus stochastiques de colonisation/extinction (reproduction, mortalité, spéciation) et par des phénomènes de dispersion (active ou passive). Ces processus peuvent cependant agir à différentes échelles (spatiales et temporelles), et l'interprétation des patrons de distribution dépendra donc de notre échelle d'analyse.

Mais la part relative attribuée à ces différents processus varie selon les théories. Ainsi selon la théorie neutraliste, initialement proposée par Hubbell (Hubbell 2001) puis abondamment reprise (McGill, 2003 ; Chave 2004), les communautés seraient essentiellement structurées par des processus démographiques stochastiques et des phénomènes de dispersion. Dans ce modèle, chaque individu est ainsi considéré comme ayant les mêmes probabilités de dispersion, extinction, reproduction et spéciation (Encadré 1 A). Ce premier modèle théorique, décrit par Hubbell en 2001, relativement simple et décrit le fonctionnement d'une communauté locale en relation avec une communauté régionale, toutes deux supposées constantes en termes d'abondance des individus. Ainsi quand un individu disparaît de la méta-communauté (mortalité), il est immédiatement remplacé par une nouvelle espèce (spéciation) ou un nouvel individu (reproduction) selon des probabilités définies. De la même manière à l'échelle de la communauté locale chaque individu s'éteignant sera automatiquement remplacé par un autre individu issu de la méta-communauté (immigration) ou par reproduction au sein de la communauté locale. Bien que relativement simples, il a été montré que les modèles de type neutraliste permettaient dans certain cas de relativement bien décrire la dynamique de certaines communautés écologiques (Hubbell en 2001).

D'autres théories, basées sur la théorie des niches écologiques, supposent quant à elles que les espèces diffèrent fortement par leurs traits fonctionnels et que la composition de communauté locale serait la résultante de la communauté régionale (pool régional d'espèces) passée au travers différents filtres écologiques, pouvant s'appliquer à différentes échelles (Encadré 1 B). Ainsi, selon l'aptitude des différentes espèces à la dispersion et la présence éventuelle de barrières physiques, seules certaines espèces parviendront à coloniser la communauté locale. Parmi ces espèces, seules les espèces les mieux adaptées à leur environnement parviendront à se maintenir et se reproduire (théorie des niches écologiques). Enfin les interactions biotiques entre espèces ou entre individus de la même espèce joueront également un rôle de filtre (Mittelbach & Schemske, 2015). La compétition peut ainsi éliminer les espèces les moins compétitrices. Par opposition des phénomènes de facilitation peuvent permettre à certaines espèces de se maintenir. Enfin la prédation pourra conduire dans certain cas mener à la disparition de la proie (si la pression de prédation est trop forte) ou la disparition du prédateur qui ne trouverait pas suffisamment de proies pour survivre et se reproduire. A cela s'ajoute également l'historique de la région et des processus de colonisation (Harrison & Cornell, 2008). L'ordre de colonisation peut ainsi jouer un rôle déterminant, avec par exemple un avantage compétitif plus important pour les espèces implantées en premier (Chase, 2003).

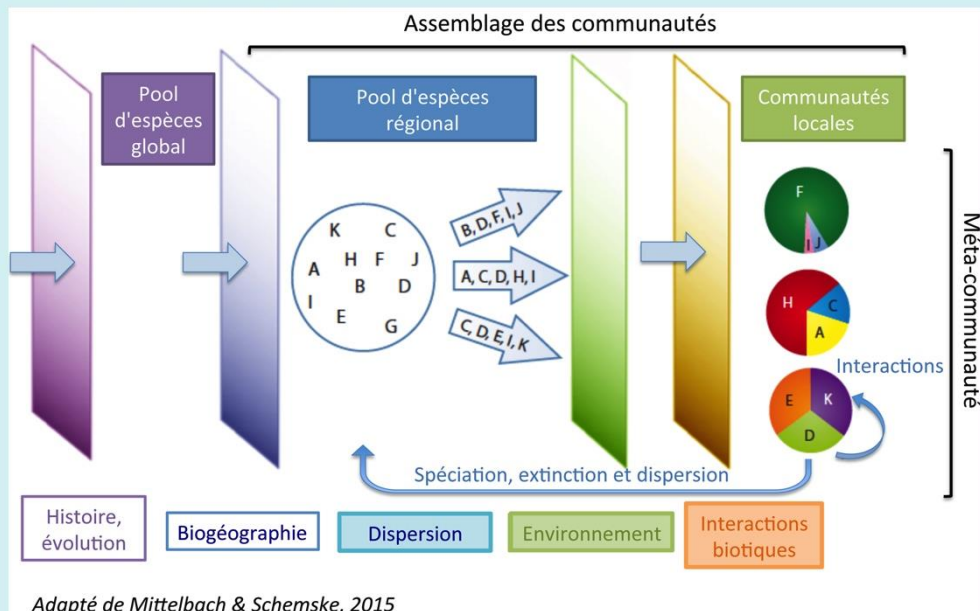
Encadré 1 : Théories d'assemblage des communautés

A. Modèle neutraliste (selon Hubbel, 2001)



Dans ce modèle tous les individus sont considérés comme équivalents avec les mêmes probabilités de naissance, mortalité, migration et spéciation. Le nombre d'individus dans la méta-communauté (J_m) et dans la communauté J sont constants (principe de somme-zéro). En cas de mortalité d'un individu, il est immédiatement remplacé par une nouvelle espèce (spéciation) ou un nouvel individu (reproduction ou migration).

B. Théorie des fitres écologiques



Par opposition au modèle neutraliste où les individus sont considérés comme équivalents, ici les espèces se distinguent par leur traits fonctionnels. Ainsi chaque espèce aura des capacités de dispersion plus ou moins importante, sera plus ou moins adaptée à telle ou telle conditions environnementale et se sera plus ou moins compétitive vis-à-vis des autres espèces. La communauté locale sera ainsi la résultante de la communauté régionale passée au travers de ces différents filtres écologiques.

En pratique il reste cependant très difficile de définir l'échelle d'analyse (concernant par exemple la définition de la communauté régionale vs la communauté locale) ou de déterminer précisément l'importance relative de ces différents processus et leur échelle d'analyse (Meynard *et al.*, 2013 ; Logue *et al.*, 2011). On suppose donc qu'il existera de très grandes variations selon les systèmes étudiés.

d. Les 4 paradigmes d'assemblage des meta-communautés

Dans le but de mieux classer ces systèmes, différents paradigmes théoriques ont été proposés pour tenter de caractériser les dynamiques d'assemblage. Selon l'importance relative des différents processus précédemment décrits, on peut ainsi dégager 4 paradigmes d'assemblage des meta-communautés (Leibold *et al.* 2004).

Le paradigme « patch-dynamic », suppose que les patchs d'habitat sont tous de qualité équivalente. Les espèces présentes dans ces patchs sont soumises à des processus stochastiques et déterministes d'extinction, pouvant être affectées par les interactions interspécifiques. Des phénomènes de dispersion entre patchs peuvent également contrebalancer les extinctions locales en permettant le maintien de l'espèce dans le patch. Dans ce modèle où l'habitat est supposé homogène, la coexistence des espèces est permise par un compromis entre la compétitivité des espèces et leurs capacités de dispersion. Ainsi une espèce fortement compétitrice mais dispersant peu pourra se maintenir dans le milieu, de la même manière qu'une espèce faiblement compétitrice mais dotée d'une capacité de dispersion importante (Tilman, 1994). D'autres études proposent également un compromis entre fécondité et dispersion des espèces (Yu *et al.*, 2001 ; Yu and Wilson, 2001).

Le paradigme « species sorting » considère quant à lui un effet très structurant de l'environnement (facteurs abiotiques) et suppose ainsi que les communautés sont structurées par des gradients environnementaux. Dans cette approche, l'environnement est considéré comme hétérogène (les différents patchs d'habitat ne sont pas équivalents) et les espèces peuvent être spécialistes d'un type d'habitat ou être plus généralistes. Ce paradigme se rapproche donc de la théorie des niches écologiques (MacArthur 1958) où chaque espèce possède des traits fonctionnels caractéristiques, c'est-à-dire des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui affectent ses performances dans un environnement donné (Violle *et al.*, 2007). La dispersion est également présente dans ce cas et permet à la composition des communautés locales de changer en fonction des fluctuations du milieu en cas de changements (périodiques ou temporaires) ou de perturbations. Les espèces ont ainsi la possibilité de changer de patchs si celui-ci devient défavorable et de coloniser un autre patch plus propice. Ainsi l'adéquation entre les traits des espèces et les conditions locales peut être maintenue même dans des milieux changeants (Loreau, Mouquet and Gonzalez, 2003). Cependant on suppose ici que la dispersion reste limitée de sorte qu'il y ait toujours une bonne adéquation entre les caractéristiques environnementales du patch et les traits fonctionnels des espèces.

Le paradigme « mass effect » en revanche suppose un rôle prépondérant de la dispersion (Mouquet & Loreau 2002, 2003). L'environnement est également supposé

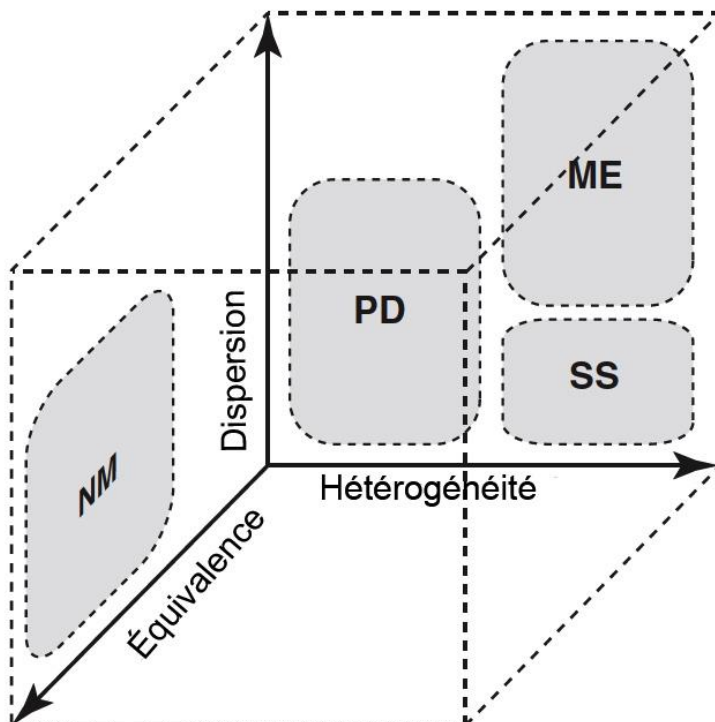
hétérogène et on suppose que les espèces ont des préférences écologiques différentes. Mais contrairement au paradigme « species sorting », l'assemblage de la méta-communauté est cette fois caractérisé par de fortes dynamiques de type source-puits. Une espèce pourra ainsi se maintenir dans un patch malgré une faible compétitivité, car les extinctions locales peuvent être compensées par la dispersion.

Enfin le paradigme « neutral » (comme décrit précédemment) diffère de tous les autres en supposant que les individus (et donc les espèces) sont équivalents et ne présentent pas de différences en termes de préférence d'habitats, de fitness ou de capacité de dispersion, les communautés étant ainsi principalement structurées par des processus stochastiques de colonisation, extinction, spéciation et par la dispersion. Ce paradigme est ainsi souvent considéré en tant que modèle nul dans beaucoup d'études sur les méta-communautés.

Il faut souligner cependant que malgré ce cadre théorique, on supposera que dans un système réel, ces paradigmes ne sont pas mutuellement exclusifs et pourront dépendre de l'échelle d'analyse. Il serait ainsi plus cohérent de penser ces paradigmes comme un continuum opposant à l'extrême une structuration totalement stochastique (neutre) à une structuration complètement déterminisme ou l'influence de l'environnement serait par exemple très largement dominante. Logue *et al.* 2011, représente ce continuum entre les paradigmes dans un espace à trois dimensions (Fig.13).

Fig. 13 Représentation des 4 paradigmes de structuration des communautés dans un espace à 3 dimensions, selon l'importance relative de la dispersion, de l'hétérogénéité environnementale et de l'équivalence entre les individus (et espèces) (Issue de Logue *et al.*, 2011)

NM= « Neutral model », PD= « Patch dynamic », ME= « Mass effect », SS= « Species sorting »



3. Analyser l'assemblage des communautés, enjeux et méthodes

Comprendre comment les communautés s'assemblent dans le temps et l'espace est une question de longue date, intéressante à différents égards. Premièrement cette question constitue un enjeu du point de vue théorique. Parmi les quatre paradigmes proposés pour expliquer les assemblages d'espèces à l'échelle de la méta-communauté, aucun ne semble faire consensus, et chacun ne constitue qu'une approximation théorique d'un système beaucoup plus complexe (Logue *et al*, 2011). Si ces modèles se sont affinés au cours du temps, on peine souvent à les retrouver lors de l'étude de systèmes réels. En effet beaucoup de théories, si développées et attirantes soient-elles, n'ont que très peu été confrontées à des écosystèmes réels. Si aujourd'hui de telles études se mettent en place de plus en plus, elles ont longtemps concerné des systèmes contrôlés (expérimentations) ou des systèmes réels relativement simples (organismes unicellulaires) ou encore des écosystèmes particuliers (milieux aquatiques principalement) (Logue *et al*, 2011). Malgré ces progrès, l'analyse de la structuration des communautés à partir de données réelles, reste donc un enjeu pour l'amélioration des modèles théoriques, nécessaires à une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes et des communautés écologiques.

Le second enjeu, plus appliqué, concerne la conservation des écosystèmes. Comprendre le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes (et donc des communautés qui les composent) reste essentiel, d'une part pour la mise en place de mesures de conservation adaptées au regard de l'état actuel du système, et d'autre part pour prédire les changements possibles du système et évaluer les risques potentiels afin de pouvoir appliquer des mesures anticipées pour répondre à ces risques. Cet enjeu est d'autant plus important dans le contexte actuel des changements globaux, où de nombreux écosystèmes sont menacés notamment par le changement climatique ou le changement d'usage des terres.

Cependant si ces questions restent toujours d'actualité malgré le nombre croissant de publications sur le sujet, c'est que la réponse est loin d'être simple et dépend non seulement du système étudié mais également de l'échelle d'analyse. De plus les méthodes nécessaires à l'analyse de ces processus sont multiples et souvent complexes et nécessitent le plus souvent de passer par une analyse indirecte des patrons de distribution des espèces (Meynard *et al.*, 2013). En effet l'évaluation directe des modèles est souvent impossible du fait de notre connaissance imparfaite du système et notamment des paramètres du modèle tel que le taux de reproduction, d'extinction, de dispersion ou encore le taux de spéciation. Pour contrer ce problème, des méthodes indirectes permettent de remonter aux processus par l'étude des patrons de distributions, c'est-à-dire l'abondance relative des différentes espèces dans l'espace et le temps (Presley, Higgins and Willig, 2010 ; Leibold and Mikkelsen, 2002). Ces approches, certes plus réalistes, nécessitent néanmoins une bonne connaissance du système, et donc un jeu de données le plus précis et complet possible et adapté à l'échelle d'analyse qui nous intéresse. En plus des données précises sur les espèces, des données environnementales fines sont également nécessaires pour évaluer le rôle des facteurs environnementaux sur la dynamique d'assemblage.

L'analyse indirecte des patrons de distribution pose également d'autres problèmes. En effet, différents processus peuvent agir simultanément (souvent à différentes échelles) et être en opposition ou au contraire se renforcer les uns les autres (Meynard *et al.*,

2013, Cheng *et al.* 2012). De plus un même processus peut entraîner différents patrons (selon le contexte et l'échelle) et différents processus peuvent conduire à la même distribution (Meynard *et al.*, 2013, Cheng *et al.* 2012). Par exemple une structuration par l'environnement pourra conduire à une agrégation locale d'espèces (si on considère un patch de taille suffisante et homogène) ou à une surdispersion en cas d'habitat très hétérogène et morcelé. De même les interactions biotiques pourront entraîner une agrégation (par exemple via des phénomènes de facilitation) ou une surdispersion entre individus ou espèces, du fait par exemple de la compétition. Cela rend donc très difficile l'interprétation de ces patrons de distribution (Mouquet & Loreau, 2003). Une analyse à différentes échelles (Munkemuller *et al.*, 2012) et l'utilisation combinée de différentes méthodes (Meynard *et al.* 2013) sont donc le plus souvent nécessaires pour évaluer l'importance de ces processus. La difficulté essentielle résidera donc dans le choix de méthodes adaptées à notre question et notre échelle d'analyse.

IV. Hétérogénéité et communautés écologiques: enjeux et pistes de réflexions

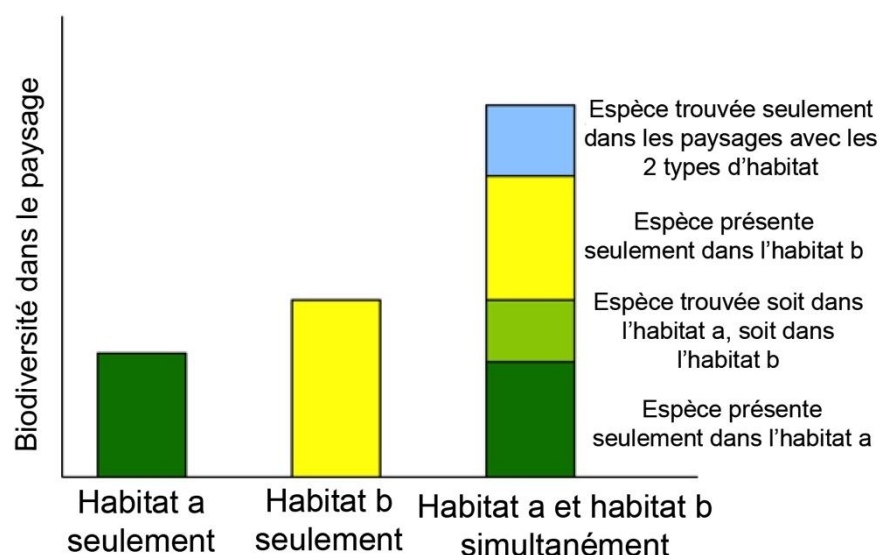
1. Rôle de l'hétérogénéité sur la biodiversité

Face au constat du déclin de la biodiversité en milieu agricole, beaucoup d'études ont tenté de mettre en avant les causes sous-jacentes. Ainsi la simplification des paysages agricoles fut pointée comme une cause probable jouant sur ce déclin. La revue de Benton *et al.*, 2003 recense ainsi diverses études établissant un lien entre hétérogénéité du paysage et biodiversité, portant sur divers taxons et à différentes échelles. Un effet positif de l'hétérogénéité du paysage a par exemple été montré sur les papillons (Weibull *et al.*, 2000), les oiseaux (Berg *et al.*, 2015) et les plantes (Belfrage, Björklund & Salomonsson, 2014).

Cependant si cette causalité semble maintenant avérée, les processus impliqués font encore débat. Ainsi par exemple les résultats pourront différer d'une étude à l'autre selon la définition de l'hétérogénéité considérée, l'échelle d'analyse ou les taxons étudiés. Par exemple Fahrig *et al.*, 2015 suggère un effet plus important de la configuration des paysages que de la composition sur divers taxons (oiseaux, plantes, papillons, syrphes, abeilles et araignée). D'autres études présentent en revanche des conclusions opposées, soulignant ainsi un effet dominant de la composition (Cerezo *et al.*, 2011 ; Knick *et al.*, 2008 ; Lindsay *et al.*, 2013) ou ne montrent aucun effet (Hiron *et al.*, 2015). Séparer le rôle relatif des différentes composantes de l'hétérogénéité et mettre en avant les processus opérant à l'échelle de la communauté reste donc une tâche ardue.

Cet effet positif de l'hétérogénéité des paysages sur la biodiversité peut ainsi par exemple s'expliquer par le fait qu'une plus grande variabilité des habitats permet d'une part d'abriter un plus grand nombre d'espèces (spécifique de chaque type de milieu) mais également des espèces qui ont besoin de différents types d'habitat simultanément (diversité spatiale des habitats) ou successivement (diversité temporelle) pour répondre à leurs besoins (ex : pour nicher et se nourrir). Cet effet est donc couramment appelé « landscape complementation effect » (voir Fahrig *et al.* 2011) et Figure 14.

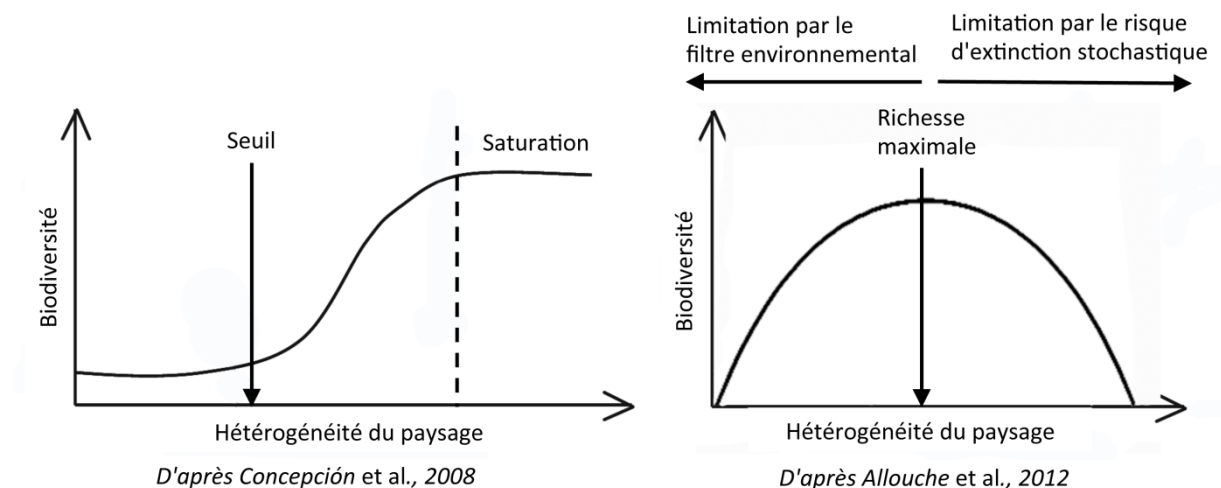
Fig. 14 Biodiversité attendue sous l'hypothèse de « Landscape complementation »
Figure extraite de Fahrig *et al.* 2011



Un tel effet de « landscape complementation » temporelle a par exemple été montré par Kragten, 2011 sur la bergeronnette printanière, et par Miguet, Gaucherel & Bretagnolle, 2013 sur l'alouette des champs, montrant un changement de préférence en termes d'habitat au cours de la saison de reproduction.

Cependant si on s'attend globalement à un effet positif de l'hétérogénéité sur la richesse spécifique, la relation hétérogénéité-diversité peut prendre plusieurs formes et différentes hypothèses ont été formulées dans la littérature. Cette relation ne serait en effet pas forcément linéaire, et Concepción *et al.*, 2008 suppose ainsi une réponse de type sigmoïdale de la diversité le long d'un gradient de complexité du paysage (la complexité du paysage étant ici défini par le pourcentage d'éléments semi-naturels). Mais cette hypothèse peut être élargie à la définition d'hétérogénéité au sens large (Fig 15). Ainsi un seuil minimal d'hétérogénéité serait nécessaire pour constater une augmentation de diversité (pas d'effet d'une hausse minime dans les paysages trop simples). Inversement augmenter l'hétérogénéité dans les paysages trop complexes n'aurait pas d'incidence sur la biodiversité, ces milieux étant déjà à saturation (capacité de charge atteinte). Une autre hypothèse proposée par Allouche *et al.*, 2012 suggère un effet positif jusqu'à un certain niveau d'hétérogénéité (du fait notamment de l'hypothèse de « landscape complementation ») puis un effet négatif passé ce seuil (Fig. 15). En effet on suppose ici qu'un milieu trop morcelé, composé uniquement de patchs de petites tailles pourrait entraîner l'extinction des espèces qui voient leur taille de populations trop réduite pour subsister sur le long terme. Mais ces hypothèses ne s'excluent cependant pas et peuvent dépendre du taxon ou de l'échelle considérée.

Fig. 15 Deux hypothèses sur la réponse de la biodiversité à l'hétérogénéité du



2 Analyse de la structuration des communautés en milieu hétérogène et changeant

Une approche classique en écologie est de considérer les écosystèmes étudiés comme étant dans un état d'équilibre (Pickett & White, 1985 ; Levin 1999). Beaucoup d'études se concentrent ainsi la variabilité spatiale des communautés sans considérer de manière explicite la dynamique temporelle. La plupart du temps, on ne dispose en effet pas d'un recul temporel suffisant pour prendre en compte explicitement cette dynamique. Les suivis longs termes restent en effet très coûteux en temps et en moyen et pas toujours facile à mettre en place et maintenir. Pour pallier à ce problème une hypothèse couramment émise est celle du « space for time substitution » (Pickett, 1989). On suppose ainsi que les facteurs agissant sur la distribution spatiale sont les mêmes que ceux agissant sur la dynamique temporelle. Cette hypothèse forte a cependant rarement été testée (Blois *et al.*, 2013). Si certaines études montrent ainsi une relativement bonne corrélation entre les drivers de la diversité spatiale et temporelle (Blois *et al.*, 2013), cette hypothèse n'est cependant pas vraie pour tous les systèmes ni à toutes les échelles (Pickett, 1989 , Blois *et al.*, 2013). Pickett, 1989 montre de plus que les études « space for time » ne montrent pas les mêmes niveaux de détails et permettent de mettre en avant différentes caractéristiques du système. Ces études, malgré leur pertinence ne permettent donc pas de s'abstenir d'études temporelles explicites.

Dans des milieux aussi hétérogènes et fluctuants que les milieux agricoles, supposer un état d'équilibre statique du système n'est pas possible (du moins à petite échelle). De même considérer que la variabilité spatiale reflète la variabilité temporelle serait une hypothèse forte. Il semble donc difficile dans ce type d'écosystème de faire abstraction de la dynamique temporelle, surtout pour des espèces longévives comme les oiseaux, dont la durée de vie est supérieure à une année. A l'échelle locale on peut ainsi supposer que la prédictibilité du milieu est faible, premièrement à l'échelle de la saison de reproduction (date de labour, de semis, de fauche...), deuxièmement l'échelle inter-annuelle du fait principalement de la rotation des cultures, et finalement à plus grande échelle temporelle (quelques années) du fait des remembrements, de la disparition progressive des éléments semi-naturels et de l'urbanisation croissante. Pour des espèces habituellement fidèles à un site de reproduction, ces perturbations, de par leur caractère imprévisible peuvent donc potentiellement avoir des conséquences importantes. On

s'attend ainsi à observer un turnover important d'espèces au sein des communautés locales. Ces fluctuations sont d'autre part susceptibles d'affecter le fonctionnement des écosystèmes. Loreau, Mouquet & Gonzalez, 2003 montrent ainsi par exemple un effet stabilisant de la richesse des communautés sur la stabilité des fonctions assurées par l'écosystème (rôle d'assurance de la biodiversité)

Nous tenterons donc tout au long de cette thèse (et plus spécifiquement au chapitre 2 pour la dimension temporelle) de mieux comprendre les impacts de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des paysages sur la structuration locale des communautés d'oiseaux, et d'appréhender les stratégies mises en place pour répondre à cette variabilité. On supposera notamment un rôle prépondérant de la dispersion en tant que processus permettant aux communautés de se maintenir en dépit des perturbations du milieu. D'autre part on émettra l'hypothèse que la présence d'éléments pérennes dans le paysage contribue à stabiliser les communautés locales dans le temps. Enfin on supposera que les milieux spatialement hétérogènes (constitués de petites parcelles diversifiées) permettent globalement une plus grande stabilité des communautés, étant plus prédictibles dans le temps (en dépit de la rotation des cultures).

3. Des pratiques moins intensives pour préserver la biodiversité ? Impact des pratiques Agro-Environnementales et de l'agriculture biologique

La principale menace que nous évoque généralement l'intensification agricole (avant l'impact de la simplification des paysages) reste l'effet négatif de l'utilisation massive de produits agro-chimiques (pesticide, herbicide, fongicide, fertilisant). Ainsi, il a souvent été pointé que les pratiques agricoles moins intensives comme les Mesures-Agro-Environnementales (MAE) ou l'agriculture biologique pourrait avoir un effet bénéfique sur la biodiversité. Les MAE sont ainsi des mesures mises en place par la Commission Européenne dans le cadre de la politique agricole commune (PAC) visant à inciter les agriculteurs à adopter certaines pratiques jugées favorables à l'environnement et la biodiversité en contrepartie d'indemnités financières. Ces mesures peuvent être de nature variée comme une incitation aux rotations culturales, une réduction des intrants, ou un retard de fauche pour les prairies (etc.) (Europa, 2015). L'agriculture biologique (AB) se distingue en revanche par la non-utilisation d'intrants chimiques (fertilisation inorganique et pesticide).

De nombreuses études ont ainsi été menées pour chercher à évaluer l'effet potentiel des MAE ou de l'AB sur la biodiversité. Ces études ont été synthétisées par différentes méta-analyses comme celle de Bengtsson *et al.* 2005 portant sur 66 articles, estimant ainsi une richesse spécifique en agriculture biologique supérieure de 30 % en moyenne sur les taxons étudiés (oiseaux, arthropodes, plantes et organismes du sol). Ces résultats sont confirmés par la méta-analyse de Tuck *et al.*, 2014 portant sur 94 études et concluant également à une biodiversité supérieure en moyenne de 30 % en agriculture biologique. La méta-analyse de Rahman (2011) menée sur 396 publications, indique quant à elle que 81 % des articles montrent une biodiversité supérieure en agriculture biologique, s'opposant à 14 % des études ne montrant aucune différence et seulement 3 % montrant un effet négatif. Globalement les résultats semblent donc assez unanimes. Dans les faits, on observe cependant une grande variabilité selon le taxon étudié, l'échelle d'analyse, ou le contexte de la région.

L'effet négatif des herbicides sur la diversité de la flore adventice fait en effet consensus (Fuller *et al.* 2005 ; Hole *et al.*, 2005). En revanche l'effet sur les arthropodes reste plus discuté: Purtauf *et al.*, 2005 ne montrent ainsi par d'effet sur les carabes qui semblent plus sensibles au pourcentage de prairies dans le paysage, tandis que Kragten *et al.*, 2011 montrent un effet positif de l'AB sur les invertébrés mais dépendant du taxon considéré et de la culture. Ces différences entre études pourraient indiquer que d'autres facteurs comme le paysage ou certaines pratiques agricoles non prises en compte dans ces études (ex : labour) jouent également un rôle déterminant, pouvant éventuellement masquer l'effet des pesticides (Purtauf *et al.*, 2005 ; Kragten *et al.*, 2011).

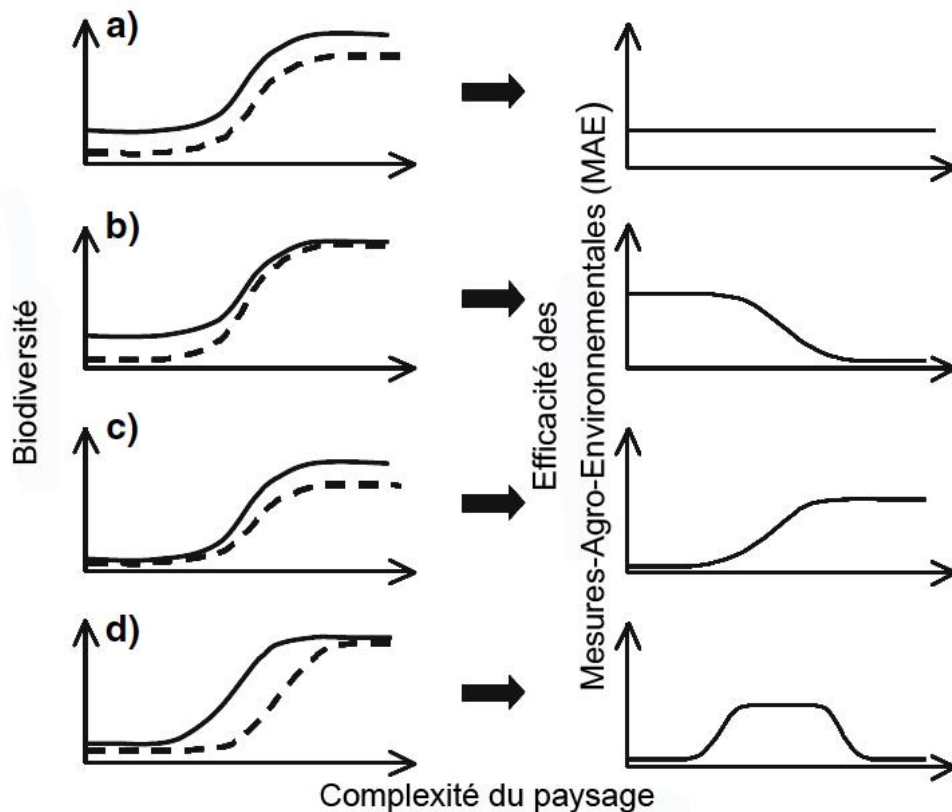
Pour les taxons des niveaux trophiques supérieurs (comme les oiseaux), on suppose ainsi (en plus de l'effet négatif direct sur la survie et/ou la reproduction) un effet négatif indirect des pesticides qui diminuerait les ressources alimentaires (graines d'adventices et arthropodes notamment) Kragten *et al.*, 2011. Cet effet indirect pourrait ainsi potentiellement surpasser l'effet direct en termes d'impact. Cependant du fait de son caractère indirect, cet effet pourrait potentiellement être « dilué » dans les analyses ne prenant pas en compte directement la quantité de ressources est donc être difficilement perçu. Ceci pourrait potentiellement expliquer l'absence (ou les différences) d'effet observé de l'agriculture biologique sur les oiseaux selon les études. Filippi-Codaccioni, *et al.*, 2010 montrent par exemple que l'effet des pratiques agricoles sur les oiseaux dépend de leurs traits (différences entre les espèces spécialistes et généralistes et selon leur régime alimentaire). De même Smith *et al.*, 2010 montrent un effet positif sur les oiseaux mais spécialement sur les insectivores. Par opposition Kragten & de Snoo, 2008, ne montrent pas d'effet positif sur la densité des oiseaux des milieux agricoles sauf pour 2 espèces (alouette et vanneau). Enfin Chamberlain, Wilson and Fuller, 1999 montrent globalement un effet positif mais dépendant de l'espèce et de la saison. Une autre explication à ces différences pourrait venir du fait que la plupart des études se sont intéressé à l'effet de l'agriculture biologique uniquement à l'échelle de l'exploitation agricole et non du paysage à plus grande échelle ou de la région ; ce qui pourrait potentiellement être insuffisant pour des taxons à large territoire et aux fortes capacités de dispersion, comme les oiseaux.

Enfin une dernière piste pouvant expliquer la divergence de résultats entre certaines études serait, comme suggéré par certaines publications, que l'effet de l'agriculture biologique (ou des pratiques agricoles moins intensives) pourrait être dépendant du contexte, et notamment de la complexité (ou hétérogénéité) du paysage. Ainsi Concepción *et al.*, 2008, suggèrent que l'effet des Mesures Agro-environnementales (MAE) serait maximal à un niveau de complexité intermédiaire du paysage. D'autres études suggèrent en revanche que l'effet serait maximal en paysage simple (Batary *et al.*, 2010) alors que d'autres suggèrent au contraire un effet plus marqué en paysage complexe (Duelli & Obrist, 2003).

La figure 16, extraite de Concepción *et al.*, 2008 montre les différentes hypothèses proposées sur l'effet d'interaction entre la complexité du paysage et l'effet des MAE sur la biodiversité. L'étude conclue en faveur de l'hypothèse d, suggérant un effet maximal des MAE à un niveau de complexité intermédiaire des paysages. On observerait ainsi peu d'effet dans les paysages trop simples soit parce que les MAE seraient insuffisants pour rétablir la biodiversité dans des paysages trop intensifs (effet de seuil), soit parce que le

pool d'espèces régional serait trop faible pour recoloniser ces milieux. De la même manière l'effet serait nul dans les milieux très complexes, qui seraient déjà saturés en espèces (capacité de charge atteinte), ou dans lesquels la recolonisation serait continue du fait de la taille importante du pool d'espèces régional (Concepción *et al.*, 2008, Tscharntke *et al.*, 2005).

Fig. 16. Différentes hypothèses sur l'effet d'interaction potentiel entre la complexité du paysage et l'effet des mesures agro-environnementales (tirée de Concepción *et al.*, 2008)



La difficulté réside cependant ici dans la prise en compte de l'hétérogénéité : comment et à quelle échelle calculer cette métrique ? On suppose ainsi que des analyses à l'échelle régionale pourraient être trop limitées en termes de gradient environnemental pour observer réellement cette courbe en cloche de l'efficacité des pratiques moins intensives. Seules des études à grande échelle, incluant une grande diversité de régions seraient donc à même de mettre ce pattern en évidence.

4. Concilier production et biodiversité : des stratégies pour augmenter les synergies ?

Dès les débuts de l'humanité, l'homme a modifié son environnement pour répondre au mieux à ses besoins et a ainsi au fil du temps profondément changé les écosystèmes. Depuis les débuts de l'agriculture il y a 10000 ans, de nombreuses espèces ont ainsi profité de ces écosystèmes anthropisés et se sont parfaitement adaptées aux milieux artificialisés et plus ou moins perturbés. On estime aujourd'hui qu'un quart de la surface des terres émergées de la planète est utilisé par l'agriculture (Millenium Ecosystem Assesment, 2005), dont 40 % en Europe (EU 27) et 50 % en France (18 %

hors forêt, surface toujours en herbe ou friches) (agriculture.gouv.fr). Ellis *et al.*, 2010, évalue que la surface des terres utilisée pour l'agriculture et l'environnement urbain est passée de 5 % en 1700 à 39 % en 2000. L'agriculture, du fait notamment du remplacement de surface de forêts par des milieux ouverts, aurait ainsi favorisé de nombreuses espèces spécialistes de ces milieux (initialement affiliées aux steppes) et donc permis le maintien d'une biodiversité importante (Cremene *et al.* 2005). Beaucoup de ces espèces sont aujourd'hui essentiellement présentes dans les milieux agricoles qui sont donc nécessaires à leur maintien. Diverses études démontrent en effet que l'abandon des terres agricoles (ou déprise agricole) s'accompagne d'une perte de certaines espèces (Uchida & Ushimaru, 2014 sur les plantes, orthoptères et papillons; Zakkak *et al.*, 2014 sur les araignées). Verhulst, Báldi & Kleijn, 2004 montrent ainsi que certaines espèces comme l'alouette des champs, le vanneau ou la bergeronnette printanière semblent préférer les prairies gérées de manière extensive par opposition aux prairies laissées à l'abandon ou gérées de manière trop intensive.

Mais la modification récente des pratiques et par conséquent des paysages menace aujourd'hui cet équilibre fragile. Or si le maintien de cette biodiversité dépend de la préservation de ces écosystèmes, il en est de même de la fonction de production qui ne saurait être assurée sans cette diversité biologique, du moins à long terme. La fertilité des sols, la pollinisation des cultures ou le contrôle des ravageurs de cultures sont autant de services écosystémiques assurés par la biodiversité (Tscharntke *et al.*, 2005). D'autres études mettent également en avant que des écosystèmes diversifiés résistent mieux à la colonisation par des espèces envahissantes, souvent préjudiciables à l'équilibre et au bon fonctionnement de l'écosystème (Stachowicz *et al.*, 1999). Production et biodiversité fonctionnent donc en synergie (Tscharntke *et al.*, 2005).

Face à la nécessité de concilier production et conservation, deux stratégies s'affrontent. D'un côté les partisans du « land sparing » qui préconisent une ségrégation spatiale des espaces de production et de conservation, maintenant une production très intensive d'une part, permettant de libérer des surfaces hors production dédiées à la conservation d'autre part (Green *et al.*, 2005). De l'autre ceux du « land sharing » qui souhaiteraient faire coexister production et conservation sur un même espace (Baudron & Giller, 2014). Cette seconde solution suggérerait de repenser les systèmes de production de manière à limiter les impacts négatifs sur l'environnement et la biodiversité. Si l'on considère une relation théorique négative entre rendement et biodiversité (cette hypothèse semble relativement supportée du moins passé un certain seuil de rendement, Phalan, Green and Balmford, 2014 ; Cunningham *et al.*, 2013), alors cette seconde stratégie conduirait à une diminution des rendements. On suppose cependant que cette baisse de rendement ne s'accompagnerait pas forcément d'une perte de revenus pour l'agriculteur du fait que ce type de système est plus économe en intrants et s'appuie davantage sur les services écosystémiques supportés par la biodiversité. Étant donné les limites évoquées précédemment concernant les systèmes agricoles intensifs (plafonnement des rendements, pollution, risque de santé publique, etc.), et compte tenu du fait qu'une part importante de la biodiversité dépend des milieux agricoles et supporte de plus la fonction de production, cette seconde solution semble a priori relativement avantageuse du fait des bénéfices mutuels entre biodiversité et production agricole. Si cette solution n'exclut pas le maintien d'espaces naturels protégés (nécessaire par ailleurs) elle permettrait néanmoins en théorie de maintenir des rendements satisfaisant tout en limitant les risques pour l'environnement.

Plus concrètement cette stratégie peut se traduire par un ensemble de mesures. Une première piste pour favoriser la biodiversité est de maintenir ou rétablir une diversité importante d'éléments semi-naturels (haies, patchs forestiers, prairies permanentes, friches, zones humides, rocailles) au sein des milieux agricoles. Mais si ces éléments sont essentiels à la conservation de nombreuses espèces, elles empiètent cependant sur la surface en production (ainsi que sur les zones d'urbanisation potentielles), et il ne sera pas toujours possible d'allouer une part importante des terres arables à ces espaces naturels. D'autres solutions doivent donc être envisagées conjointement. Une deuxième piste envisagée serait de rétablir de l'hétérogénéité dans les milieux agricoles en jouant sur la composition et la configuration des cultures. Le maintien d'une diversité de cultures et une taille de parcelle réduite pourraient selon les hypothèses évoquées précédemment favoriser la biodiversité sans réduire la surface productive. Enfin la troisième piste envisagée pourrait être de l'adoption de pratiques agricoles moins intensives comme le passage en agriculture biologique ou l'adoption de Mesures Agro-Environnemental (MAE). Ces pratiques pourraient en effet d'une part avoir une action bénéfique directe sur la biodiversité en améliorant la qualité des patchs d'habitat (ex : moins de pesticides, retard de fauche, etc.), mais également indirecte en recréant de l'hétérogénéité dans les milieux agricoles (ex : choix de culture différent, pratiques modifiées, rotations agricoles plus complexes ou diversifié), créant un effet de contraste avec les exploitations conventionnelles. Nous chercherons donc au cours de cette thèse à tester l'effet de ces différentes mesures sur la biodiversité en milieu agricole.

V. Objectifs et plan de la thèse

1. Problématique et hypothèses

L'objectif général de cette thèse sera d'identifier les processus influant sur la structuration des communautés animales ou végétales en milieu agricole, d'analyser plus spécifiquement les liens entre hétérogénéité et structure des communautés, et enfin de proposer des pistes de réflexion et leviers d'action pour rétablir la diversité de ces milieux. Bien qu'une petite partie de mon étude s'intéresse aux adventices, je prendrai principalement l'exemple des communautés d'oiseaux qui présentent divers avantages. Étant en effet au sommet de la chaîne trophique, ils constituent ainsi de bons indicateurs de l'état des écosystèmes et de sa biodiversité (Hamblen, Henderson and Speight, 2011 ; Larsen *et al.*, 2012). De nombreuses études montrent qu'ils répondent fortement aux variations à l'échelle paysagère (Devictor & Jiguet, 2007, Gil-Tena *et al.*, 2015), et une part importante des espèces spécialistes de ces milieux est ainsi fortement affectée par les modifications des paysages engendrées par l'intensification agricole (Krebs *et al.*, 1999 ; Fuller *et al.*, 1995, Newton, 2004). Ils présentent de plus une grande variabilité de préférences en termes d'habitats ou de ressources alimentaires (Devictor *et al.*, 2010). Enfin, ils sont facilement échantillonnables sur de vastes étendues. L'exemple des plantes adventices des cultures sera également abordé. Elles constituent également un cas d'étude intéressant étant, à la fois indispensable à la biodiversité (ressources essentielles pour les pollinisateurs, les granivores (comme le bruant proyer ou d'autres espèces) ou les arthropodes herbivores (Hyvönen & Huusela-Veistola, 2008) mais peuvent également occasionner des pertes de rendements.

Nous tenterons donc d'apporter des éléments de réponses aux questions suivantes :

- **Quels sont les processus dominants qui structurent les communautés d'oiseaux en milieu agricole et à quelles échelles (spatiales et temporelles) ?**

On suppose que l'environnement joue un rôle prépondérant dans l'assemblage des communautés d'oiseau en milieu agricole. On s'attend donc à observer une forte variabilité spatiale et temporelle des communautés du fait du caractère très hétérogène et instable de ces milieux. Cependant on suppose que la dispersion joue également un rôle très important permettant aux populations de se maintenir en milieu hétérogène et changeant. L'effet de la dispersion pourra ainsi plus ou moins lisser les différences locales (homogénéisation des communautés entre sites reliés par la dispersion).

- **Comment les communautés répondent-elles à la composition et configuration des cultures ?**

Selon l'hypothèse de « landscape complementation effect », on supposera que l'hétérogénéité (tant d'un point de vue composition que configuration) a un effet positif sur la diversité des communautés. Cet effet pourra cependant être non linéaire (sigmoïdale ou en parabolique) et être dépendant du contexte. Notamment on supposera qu'il puisse exister des effets d'interaction entre l'effet de l'hétérogénéité et le degré d'intensification agricole (défini par exemple par la quantité d'intrants chimiques utilisée ou le rendement agricole).

- **Comment les communautés s'adaptent-elles à la variabilité (et l'imprédictibilité) temporelles très fortes des milieux ? Quelles sont les stratégies mises en place ? Existe-t-il des facteurs environnementaux permettant de stabiliser les communautés dans le temps ?**

On suppose que la dispersion joue un rôle essentiel pour le maintien des communautés en milieu fortement et fréquemment perturbé. On suppose de plus un rôle stabilisant des éléments pérennes du paysage (éléments boisés, prairies permanentes). Enfin on suppose que l'hétérogénéité spatiale, en augmentant la prédictibilité du milieu à échelle locale pourrait jouer un rôle d'assurance stabilisant les communautés. En effet la probabilité de trouver un habitat favorable d'une année sur l'autre malgré la rotation des cultures serait plus importante dans un milieu hétérogène (composés de petites parcelles diversifiées) que dans un paysage simple (grandes parcelles, faible diversité de composition).

- **Est-ce que des pratiques moins intensives comme l'agriculture biologique peuvent contribuer à la préservation de la biodiversité à l'échelle paysagère ?**

On suppose que les champs gérés de manière moins intensive peuvent constituer des zones refuge pour la biodiversité (amélioration de la qualité de l'habitat et/ou des ressources alimentaires) et permettre aux communautés de se maintenir dans les paysages agricoles très intensifs (zones sources). On supposera de plus que la présence d'exploitations en AB ou en MAE dans un milieu intensif peut contribuer à augmenter

l'hétérogénéité du milieu, notamment par effet de contraste avec les exploitations conventionnelles (utilisation de cultures différentes, rotations plus longues ou de nature différente, présence et nature des intercultures, etc.). Un effet positif indirect de ces pratiques pourra donc éventuellement être observé via cette augmentation de l'hétérogénéité.

2. Cadre d'étude

Cette thèse s'inscrit dans le cadre du projet européen FarmLand (financé par l'era-net BiodivERsA) lequel a pour objectif général d'étudier l'effet de la composition et de la configuration des cultures sur divers taxons (oiseaux, carabes, araignées, pollinisateurs (notamment abeilles sauvages et domestiques, syrphes, papillons) et adventices, ainsi que l'effet sur les services écosystémiques associés (pollinisation et prédation des ravageurs de cultures). Pour cela un protocole commun a été mis en place dans 8 sites d'études en Europe et au Canada. La majeure partie des analyses a été menée sur le site Plaine et Val de Sèvre (450km²) où une large base de données sur plusieurs années était déjà disponible, ainsi que des données précises sur l'occupation des sols sur l'ensemble de la zone.

3. Plan de la thèse

La thèse est organisée en 4 chapitres, chacun rédigé sous forme d'articles (en préparation, soumis ou publié):

Article 1: *Deconstructing farmland bird metacommunities: the importance of mass effects and species sorting in community assembly*

Authors: Laura Henckel, Nicolas Mouquet, Vincent Devictor, Christine N. Meynard & Vincent Bretagnolle (Under Review)

Ce premier chapitre vise à mettre en évidence les principaux processus structurant les communautés d'oiseaux dans les milieux agricoles en prenant comme exemple la plaine céréalière intensive de Chizé (zone atelier « Plaine & Val Sèvre »). L'objectif sera notamment d'évaluer la part relative de l'environnement vs de la dispersion dans les processus d'assemblage des communautés.

Article 2: *Landscape heterogeneity effect (crop composition and configuration) on bird community assembly along a gradient of agricultural intensification*

Authors: Laura Henckel, Nicolas Mouquet, [...], Vincent Bretagnolle (In prep.)

Cette deuxième partie visera à étudier l'effet de la composition vs de la configuration des cultures à travers une analyse inter-sites (comparaison entre les 8 sites FarmLand). La comparaison inter-site nous permettra de vérifier la généralité des effets observés et de tester s'il existe un effet d'interaction entre l'effet de l'hétérogénéité et le niveau d'intensification globale de la région.

Article 3: *Landscape heterogeneity affects spatial versus temporal in farmland bird communities*

Authors: Laura Henckel, Nicolas Mouquet, Vincent Devictor, Vincent Bretagnolle (In Prep.)

Ce troisième chapitre se focalisera sur l'étude de la variabilité temporelle des communautés en réponse à l'instabilité des milieux agricoles. Cette étude permettra de mieux comprendre la dynamique des communautés et de mettre en évidence d'éventuels facteurs stabilisant les communautés dans le temps.

Article 4: *Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes*
Authors: Laura Henckel, Luca Börger, Helmut Meiss, Sabrina Gaba, Vincent Bretagnolle
(Published in *Proceeding B*, 2015.)

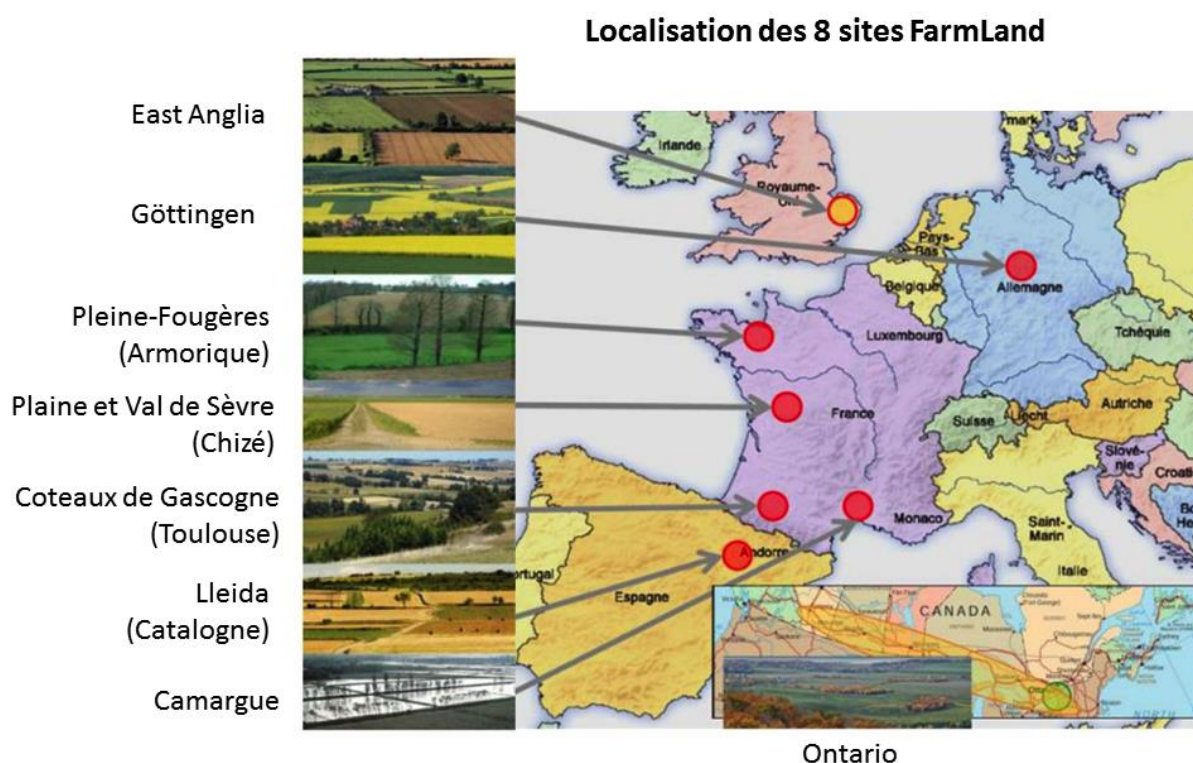
Ce dernier chapitre aura pour objectif de tester l'effet de l'agriculture biologique à l'échelle du paysage sur la diversité des communautés d'adventices. On cherchera à vérifier l'hypothèse que les parcelles gérées en agriculture biologiques peuvent constituer des zones refuges et maintenir la diversité des adventices au sein des paysages agricoles via des phénomènes de dispersion à l'échelle de la méta-communauté.

MATERIEL ET METHODES

I. Présentation des sites d'études

Les données ont été récoltées dans 8 sites d'études au total dont 4 en France (zone atelier « Pleine Fougère », zone atelier « Plaine et Val de Sèvre (PVDS) », zone atelier « Coteaux de Gascogne » et Camargue), 1 en Espagne (Lleida), 1 en Angleterre (East Anglia), 1 en Allemagne (Göttingen) et 1 au Canada (Ontario), voir Fig. 17.

Fig. 17 Localisation des 8 sites d'études dans le cadre du projet FarmLand



L'ensemble de ces régions agricoles diffèrent ainsi fortement selon leur niveau général d'intensification agricole (rendement en blé, utilisation d'engrais chimiques ou de produits phytosanitaires, etc.), leur pratiques agricoles, leur composition en éléments semi-naturels, leur climat, ou encore selon le type de cultures implantées (voir chapitre 2 pour plus de détails). Les 3 sites « zone atelier » français font l'objet de suivis long terme en termes de pratiques agricoles et de relevés de biodiversité (les sites « Pleine Fougère » et « Coteau de Gascogne » ont cependant été quelque peu étendus pour répondre aux besoins de l'étude). Le site camarguais est situé au sein du Parc Naturel Régional de Camargue (PNRC).

Dans chacun des sites, des informations précises sur l'occupation du sol ont été collectées sur l'ensemble de la zone (via images satellite ou photographies aériennes pour la grande majorité des sites, ou par reconnaissance directe sur le terrain). On observe ainsi un fort gradient d'éléments semi-naturels (notamment haies, bois, prairies permanentes) entre les sites. Les sites « Coteaux de Gascogne » et « Pleine Fougère » sont par exemple des régions où l'élevage est très présent et structure ainsi

considérablement les paysages, qui se caractérisent par une abondance de prairies et d'éléments boisés. Par opposition les sites PVDS, Göttingen et East Anglia sont davantage spécialisés en céréaliculture, sont globalement plus intensifs et présentent moins d'éléments semi-naturels. Mais si ces trois derniers sites présentent a priori certaines ressemblances, le site PVDS se démarque quelque peu du fait de la présence d'une zone Natura 2000 (couvrant une bonne moitié de la zone), ainsi que d'une forêt classifiée réserve biologique intégrale (RBI). Ce site comporte ainsi un grand nombre d'exploitations gérées en Mesures-Agro-Environnementales (MAE) ainsi qu'en agriculture biologique, concentrées essentiellement dans la zone Natura 2000. On s'attend donc à ce que les pratiques soient moins intensives sur ce dernier site.

Dans l'objectif de comparer et d'interpréter les résultats selon le contexte, divers autres indicateurs ont été collectés dans le but de caractériser chaque région et d'estimer leur niveau d'intensification: latitude, longitude, rendement en blé, rendement en céréales, apport d'azote et de phosphore moyen, moyenne des dépenses en intrants en euro/ha, part de la Surface Agricole Utile (SUA) en pourcentage du territoire, part de la SUA occupée par des prairies, part de la SUA utilisée pour la culture de céréales, taille moyenne des exploitations, part de l'agriculture dans l'économie, valeur ajoutée des produits agricoles par unité de travail annuel (voir chapitre 2).

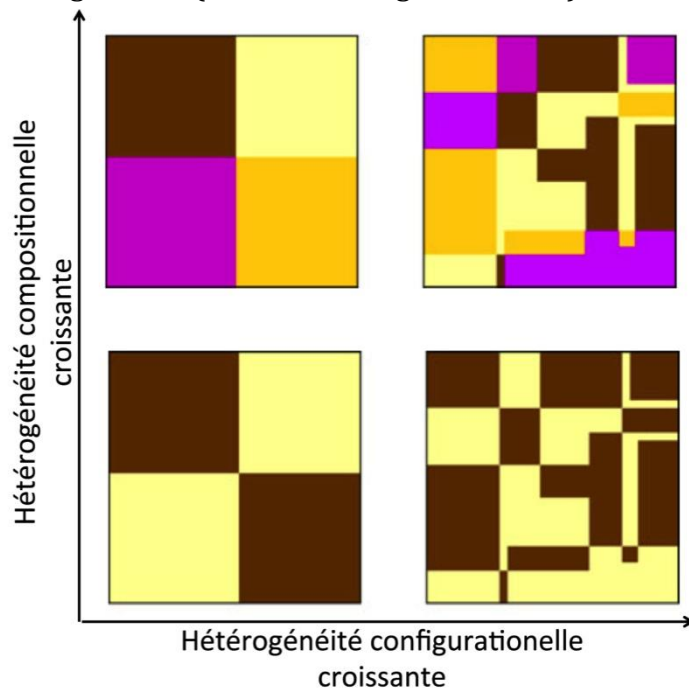
Les données régionales européennes ont été collectées via le site de la Commission Européenne (Eurostats). Une partie de ces indicateurs a également été renseignée pour le site canadien avec les données disponibles sur le site internet de ministère de l'agriculture, de l'alimentation et des affaires rurales de la région Ontario (rendement en blé, SUA en % du territoire, part de prairie dans la SUA, part de céréale dans la SUA, taille moyenne des exploitations et part de l'agriculture dans l'économie), ainsi que sur le site de la FAO (moyenne des apports d'azote du Canada). Cependant comme la limite des régions d'études ne correspond pas à une délimitation administrative et que les indicateurs ne sont pas toujours disponibles à fine échelle, ceux-ci se réfèrent donc à une zone géographique à plus large échelle (échelle NUTS 2 ou NUT 3 pour les sites en union européenne, variable selon les indicateurs et le pays et échelle de la région Ontario ou du pays pour le site canadien).

II. Protocole commun « FarmLand »

1. Sélection des paysages

L'objectif de l'analyse inter-site aura pour objectif de mettre en évidence un éventuel effet de la diversité des cultures sur la richesse des communautés d'oiseau et de vérifier si cet effet est dépendant du contexte régional (selon le niveau d'intensification ou le long d'un gradient d'éléments semi-naturels). Pour cela l'hétérogénéité des cultures a été caractérisée selon un indice de composition (Indice de diversité de Shannon des cultures) et un indice de configuration (longueur linéaire de bordure de champs).

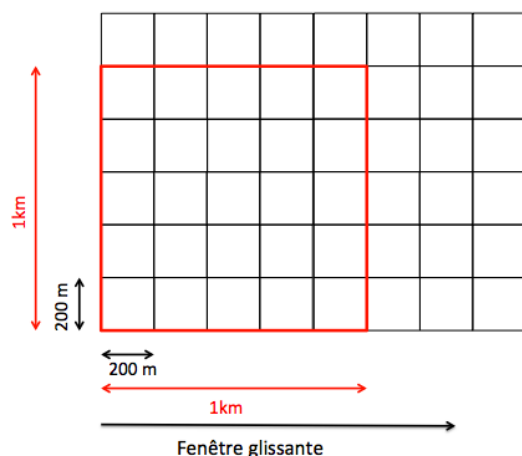
Fig. 18. Exemple de paysage selon différents niveaux de complexité de composition et configuration (issue de Fahrig *et al.*, 2011)



L'enjeu de cette analyse était donc de parvenir à découpler ces deux indices par une méthode de sélection des paysages adaptée (Fig. 18). Peu d'études se sont intéressées particulièrement à la diversité des cultures et moins encore à la décomposition des ces deux composantes. Ceci peut en partie être dû au fait que ces deux composantes de l'hétérogénéité sont généralement très corrélées, et seul un design expérimental dédié ou une procédure de sélection de paysages à grande échelle peut permettre de contrôler cette corrélation. Un protocole commun de sélection des paysages a donc été adopté entre les différentes régions (micro-paysage de 1km²).

Dans chacune des régions la composition en cultures, éléments semi-naturels et bâti a été déterminée dans une vaste zone par image satellite ou reconnaissance sur le terrain selon les sites. Comme la sélection des paysages doit obligatoirement avoir lieu avant les relevés de biodiversité sur le terrain, nous nous sommes basés sur la composition des paysages de l'année précédente. La première étape consiste donc à calculer les métriques (composition et configuration) pour l'ensemble des paysages possibles de chaque région. Pour cela une fenêtre de glissante de 1km² a été utilisée dans laquelle les métriques ont été calculées (Fig.19). Le pas utilisé diffère cependant quelque peu selon les régions (il est par exemple de 200m pour la région PVDS).

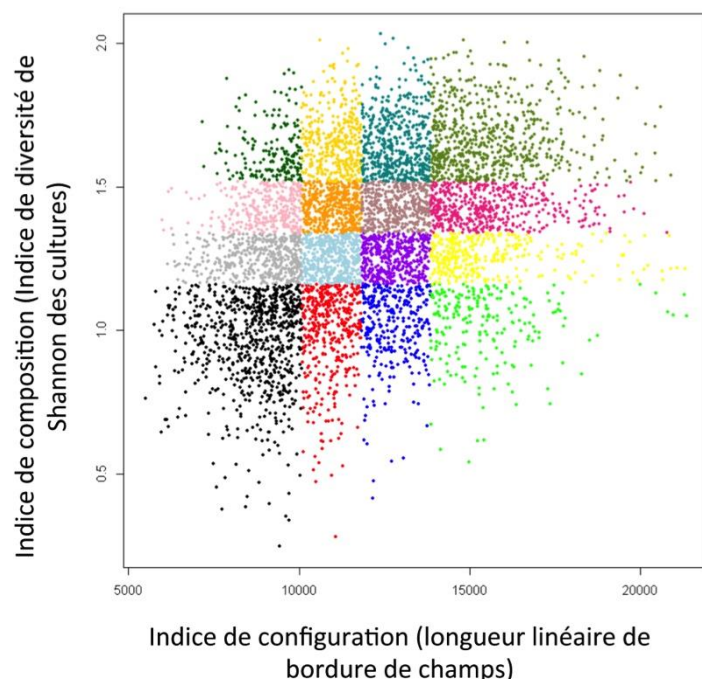
Fig. 19. Fenêtre glissante pour la sélection des paysages
 Dans le cas de la région PVDS, un pas de 200m a été utilisé.



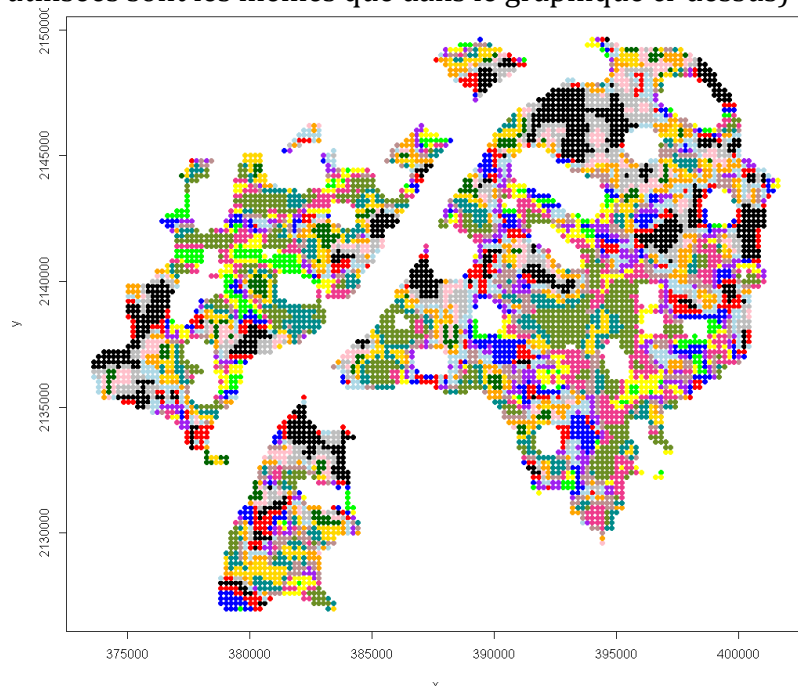
Une fois cette étape terminée, nous obtenons un nuage de point représentant la relation composition-configuration de chaque région (voir Fig. 20 a pour l'exemple de la zone PVDS). Ce nuage peut ensuite être partitionné en classes selon la relation composition/configuration des paysages (ex : forte configuration-forte composition, forte configuration-faible composition, faible configuration-forte composition, faible configuration-faible composition). Là encore le nombre de classe varie quelque peu selon les régions (16 pour la région PVDS, 4 pour les autres régions). On peut observer sur la carte ci-dessous la localisation spatiale de chaque classe de paysages pour la région PVDS (Fig. 20 b). On remarque que la corrélation spatiale des différentes classes de paysages reste assez faible et que la plupart des classes sont présentes en différentes localisations. Certaines classes sont cependant surprésentées (notamment le long de la diagonale du fait de la forte corrélation composition-configuration). Cela confirme donc la nécessité d'un tirage sous contrainte.

La dernière étape consiste ensuite à tirer aléatoirement le même nombre de paysages par classe pour obtenir un design où toutes les configurations sont représentées de manière équivalente, en prenant soin de ne tirer que des paysages distants d'au minimum une certaine distance (la distance minimum varie selon la taille des régions mais reste au moins de 200m pour toutes les régions). De même seuls les paysages comportant au moins 70% de leur surface en culture (prairies comprises) ont été conservés. Les paysages dominés par du bâti, de la forêt ou traversés par un axe routier majeur (autoroute) ont été éliminés avant tirage. La sélection a été faite pour deux années consécutives (paysages différents d'une année sur l'autre) dans chaque région (2011 et 2012 pour East Anglia, 2012 et 2013 pour Ontario et 2013 et 2014 pour les autres régions). Au final 229 paysages ont été analysés (auxquelles se rajouteront les données 2014, pas encore disponibles) : 30 paysages en Armorique, 32 en Camargue, 32 à Goettingen, 25 à Lleida, 79 en Ontario, 48 en PVDS, 19 en Coteaux de Gascogne et 58 en East Anglia). La corrélation résultante totale entre les 2 axes composition-configuration est de 0.16 (Pearson corrélation), ce qui est satisfaisant. Cependant la corrélation reste importante pour certaines régions où il n'a pas été possible de décorréler totalement les deux composantes : 0.17 en Armorique, 0.30 en Camargue, 0.10 à Goettingen, 0.18 à Lleida, 0.48 en Ontario, 0.12 en PVDS, 0.03 en Coteaux de Gascogne et 0.28 en East Anglia.

Fig. 20 a. Relation composition-configuration des différents paysages (1km²) sélectionnés par fenêtre glissante (exemple du site PVDS)



b. Répartition spatiale des paysages selon leurs classes d'hétérogénéité (les couleurs utilisées sont les mêmes que dans le graphique ci-dessus)



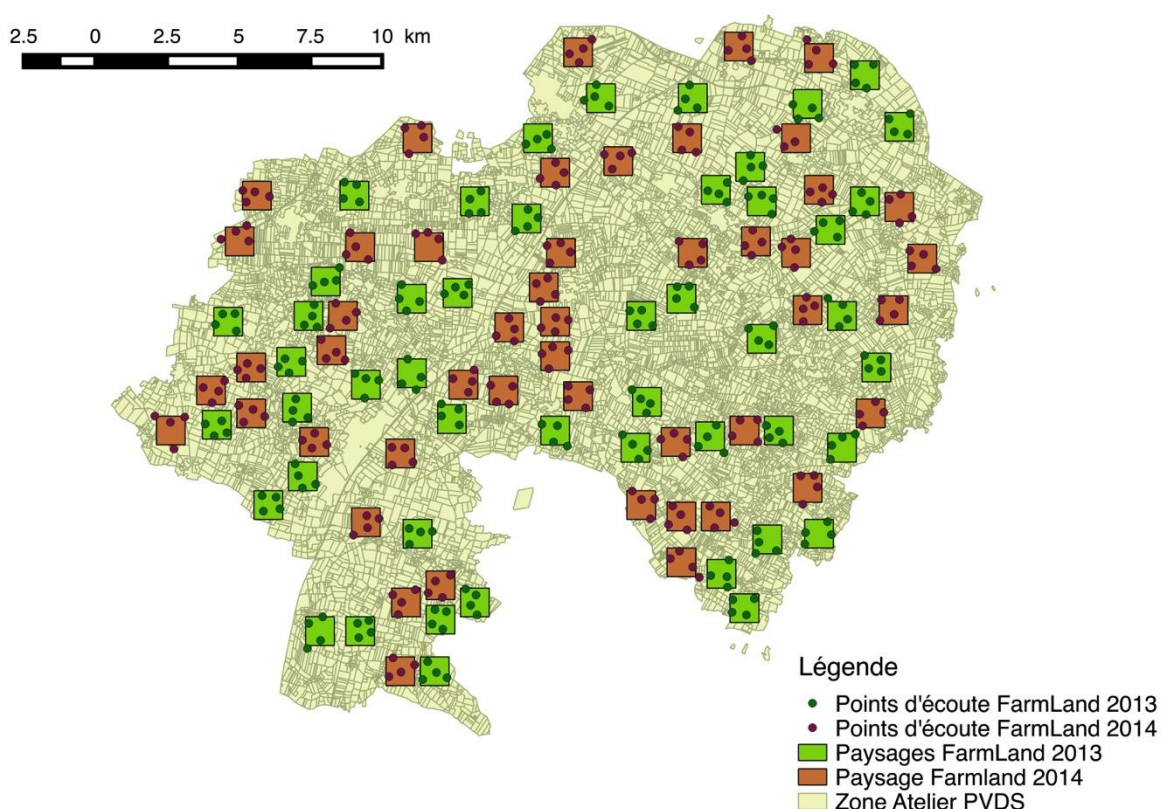
2. Points d'écoute oiseaux

A l'issue de la sélection des paysages, 4 points d'écoute oiseaux ont été sélectionnés par micro-paysage (espacés au minimum de 200 m), fig. 21. Pour chaque point d'écoute l'ensemble des oiseaux a été comptés (espèces et abondance) dans un rayon maximal de 200 m, sauf pour East Anglia (250 m) et Ontario (pas de limite de distance). Les individus ont été positionnés sur une carte dans différents rayons autour de l'observateur (0-50 m, 50-100 m et plus de 100 m). Du fait des différences entre régions,

seuls les individus contactés dans un rayon inférieur à 100 m ont été pris en compte dans l'analyse inter-région.

La durée totale des points d'écoute était de 10 min, séparé en 5 sessions de 2 min (continue). Deux sessions d'échantillonnage ont été faites pour chaque point, en début et en fin de saison de reproduction, espacées d'1 mois environ (première session de mi-avril à début mai, deuxième session en juin), afin de prendre en compte à la fois les migrants précoces et tardifs, et pour augmenter la probabilité de détection (les 2 passages ont été combinés dans la plupart des analyses en prenant le maximum d'abondance des 2 passages). Le comportement des individus a également été noté (chant, posé, vol). Les groupes de passages (vol ou nourrissage) et les espèces non nicheuses (en migration) n'ont pas été pris en compte pour l'analyse. Les espèces affiliées exclusivement aux milieux aquatiques (notamment en Camargue) n'ont pas non plus été prises en compte dans l'analyse inter-sites afin de faciliter la comparaison entre les régions. Les conditions environnementales locales au moment du point d'écoute ont également été notées: bruit, visibilité, couverture nuageuse, pluie, force du vent, ainsi que l'identité de l'observateur. Aucun point n'a été fait en cas de forte pluie ou de vent supérieur à 30 km/h.

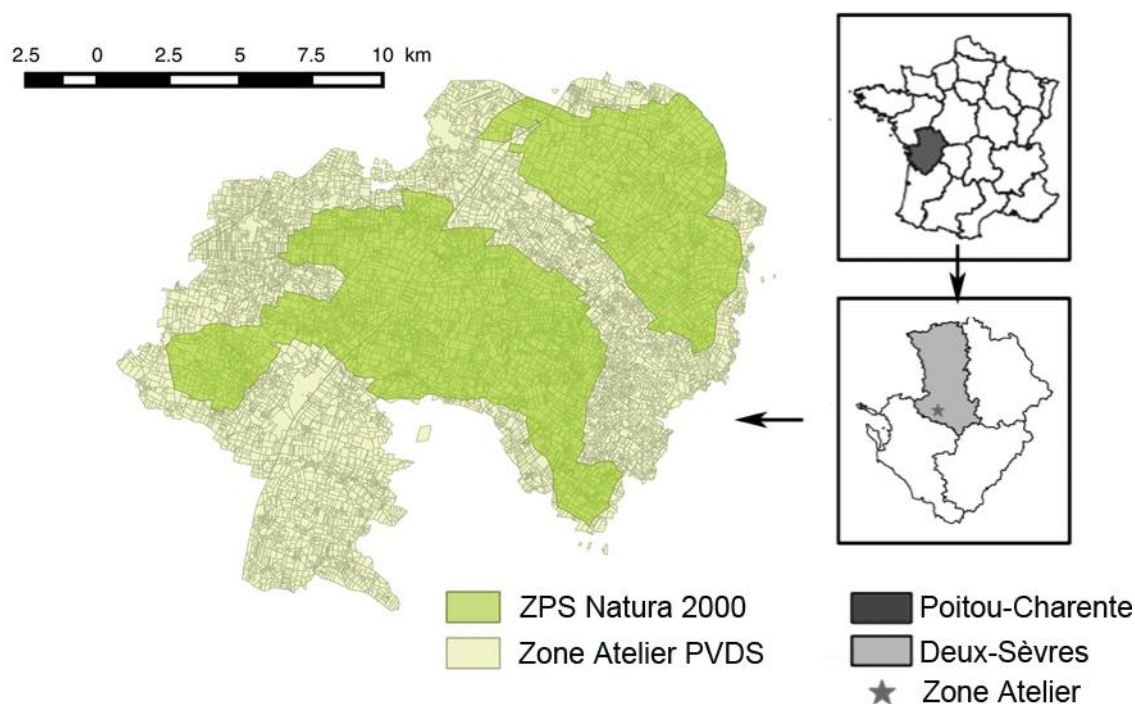
Fig. 21. Répartition des paysages sélectionnés et des points d'écoutes, exemple du site PVDS



III. Protocole spécifique sur le site « Plaine & Val de Sèvre »

1. Présentation de la zone atelier Plaine & Val de Sèvre

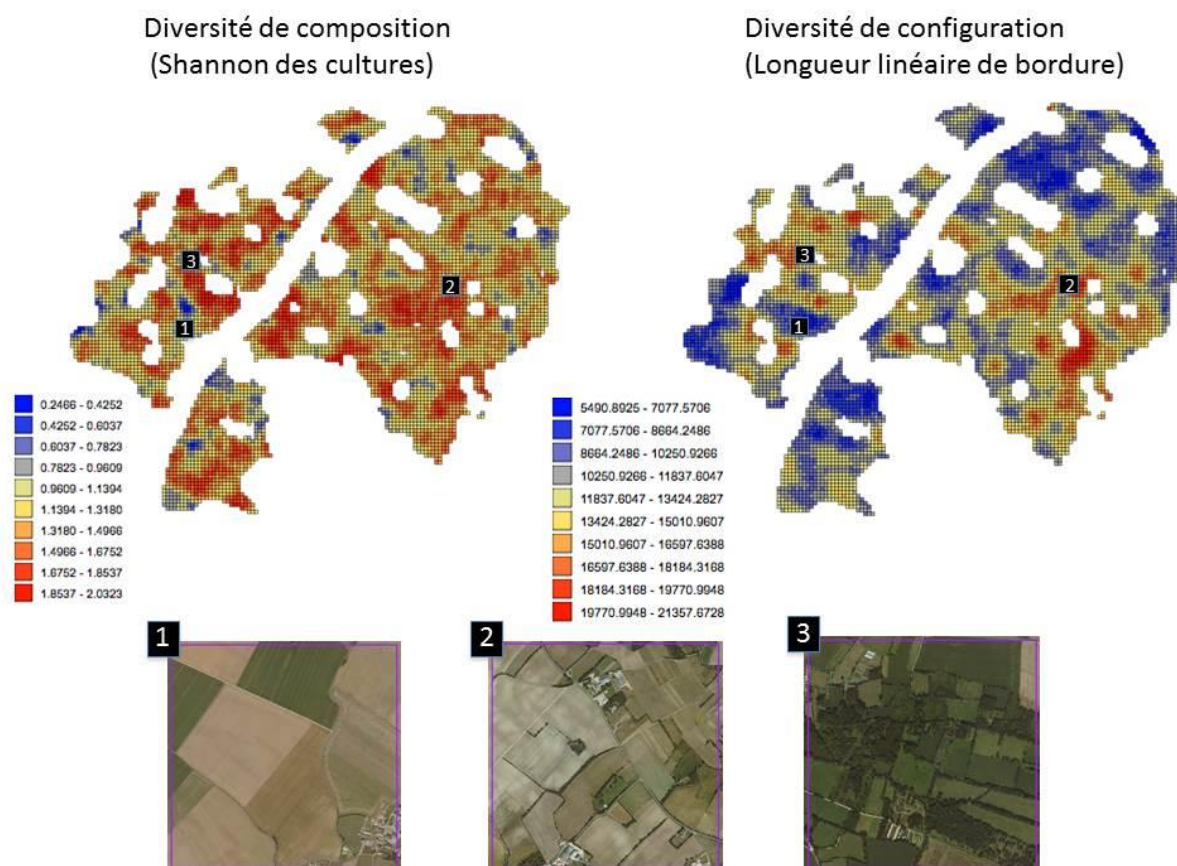
Fig. 22 Localisation de la zone atelier « Plaine & Val de Sèvre »



La zone atelier PVDS couvre une superficie de 430 km² et est située en région Poitou-Charentes, dans le sud du département des Deux-Sèvres (France ; 46.23°N, 0.41°W), fig. 22. C'est une zone de céréaliculture intensive, comportant 450 exploitations de 80 ha en moyenne, représentant au total environ 11000 parcelles, de taille moyenne 3,7 ha. La culture de céréales domine (notamment blé et orge), représentant 38.6 % de la zone, suivi du tournesol (10.1 %), du colza (9.2 %), du maïs (8.5 %), des prairies (7.2 %) et de la luzerne (5.1 %), (données 2014). Malgré le degré d'intensification agricole assez important de la zone, on note une grande disparité interne. Ainsi plus de la moitié de la zone est classée en Zone de Protection Spéciale Natura 2000, offrant des opportunités aux exploitants de conversion en agriculture biologique ou à l'adoption de Mesure-Agro-Environnementales (MAE), (incitations financières). Ainsi on compte actuellement 17 exploitations en agriculture biologique (grandes cultures) représentant 2.5 % de la surface de la zone. La surface en MAE est également relativement importante dans la zone Natura 2000 mais demeure variable (contractualisation sur 4 ans). Un cordon bocager subsiste également au centre de la zone, caractérisé par de petites parcelles (généralement en prairie) bordées de haies. Par ailleurs on trouve des exploitations de tailles relativement importantes (jusqu'à 695 ha), des tailles de parcelles pouvant aller jusqu'à 39 ha, et de vastes zones dépourvu de haies ou de prairies (dominé par les cultures de céréales). Une grande diversité de paysage se retrouve donc sur l'ensemble de la zone (Fig. 23).

Fig. 23 Diversité des paysages au sein du site d'étude PVDS

On observe un gradient important d'hétérogénéité du milieu agricole, tant d'un point de vue composition que configuration.

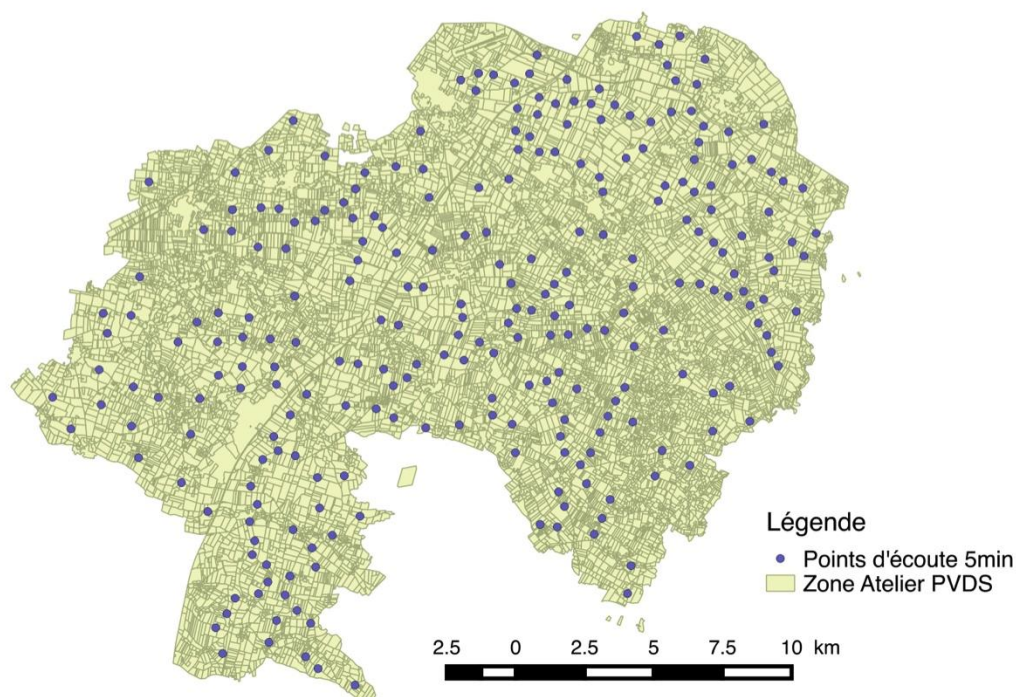


La cartographie détaillée de l'assolement (identification de la nature des cultures à l'échelle de la parcelle) se fait chaque année sur l'ensemble de la zone depuis 2009. La reconnaissance se fait sur le terrain en voiture, 2 fois dans la saison (premier passage en avril et second en juin), dans le but de recueillir les données des cultures précoces et plus tardives.

2. Point d'écoute oiseaux

En parallèle des points d'écoutes du protocole commun inter-region FarmLand, une autre série de points d'écoute est menée sur le site PVDS depuis 2009 (les mêmes points répétés chaque année) dans un design relativement régulier (environ 1 point tous les km² sur l'ensemble de la zone), fig. 24. Un protocole similaire à celui décrit précédemment est effectué à la différence que la durée des points n'est que de 5 min et qu'une seule classe de distance est notée (inférieur à 200 m). Deux sessions par an sont également effectuées et le comportement des individus notés ainsi que les conditions météo (pluie, nuage, vent) et l'identité de l'observateur.

Fig. 24 Répartition des 260 points d'écoute oiseaux sur la zone PVDS (suivi annuel de 2009 à 2015)



3. Suivi des adventices

Un protocole de suivi des plantes adventices de cultures est également mis en place depuis 2006 sur le site de la zone atelier, visant à estimer la nature des communautés présentes à la fois en bordure et au centre des parcelles. Deux protocoles ont été utilisés selon les campagnes (fig. 25):

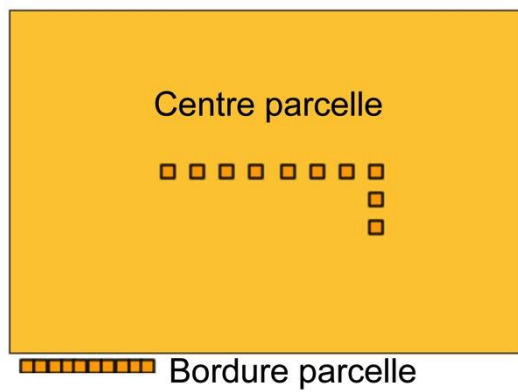
- un premier protocole échantillonnant 32 quadrats de 4 m² par parcelle dans une disposition en étoile et 32 mètres linéaires de bordure (à l'interface champs cultivé-bordure enherbée).

- un second protocole simplifié consistant en 10 quadrats de 4 m² au centre des parcelles (en ligne) et 10 x 5 mètres linéaire de bordure.

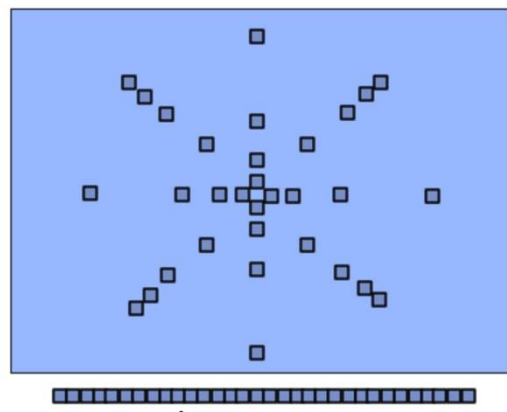
La taille des quadrats demeurant inchangée entre les protocoles, la richesse spécifique obtenue par le protocole 32 quadrats a été corrigée par bootstrapping (tirage aléatoire de 10 quadrats parmi les 32, répété un grand nombre de fois pour obtenir une richesse attendue sur 10 quadrats). Les données analysées couvrent au total 465 parcelles de blé entre 2009 et 2012 dont 78 en agriculture biologique.

Fig. 25 Design d'échantillonnage des adventices au sein d'une parcelle agricole

Protocole 10 quadrats



Protocole 32 quadrats



Références

Revues et livres

- Allouche O, Kalyuzhny M, Moreno-Rueda G, Pizarro M, Kadmon R. 2012 Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. p. 17495–500.
- Andrén H, Delin A, Seiler A, Andren H. 1997 Population Response to Landscape Changes Depends on Specialization to Different Landscape Elements. *Oikos*, 80(1):193.
- Baiser B, Olden JD, Record S, Lockwood JL, McKinney ML. 2012 Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proc R Soc B Biol Sci*, 7;279(1748):4772–7.
- Batary P, Baldi A, Kleijn D, Tscharntke T. 2011 Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proc R Soc B Biol Sci*, 278(1713):1894–902.
- Baudron F, Giller KE. 2014 Agriculture and nature: Trouble and strife? *Biol Conserv.*, 170:232–45.
- Belfrage K, Björklund J, Salomonsson L. 2014 Effects of Farm Size and On-Farm Landscape Heterogeneity on Biodiversity—Case Study of Twelve Farms in a Swedish Landscape. *Agroecol Sustain Food Syst*. 39 (2)
- Bengtsson J, Ahnström J, Weibull A-C. 2005 The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *J Appl Ecol*, 42(2):261–9.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003 Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, p. 182–8.
- Berg Å, Wretenberg J, Żmihorski M, Hiron M, Pärt T. 2015 Linking occurrence and changes in local abundance of farmland bird species to landscape composition and land-use changes. *Agric Ecosyst Environ*, 204:1–7.
- Signal EME, McCracken DI. 1996 Low-intensity farming systems in the conservation of the countryside. *J Appl Ecol*, 33(3):413–24.
- Bisault L, Pointereau P. 2006 La monoculture et ses dangers pour l'environnement, Solagro.
- Blair A, Ritz B, Wesseling C, Freeman LB. 2015 Pesticides and human health. *Occupational & Environmental Medicine*. p. 81:82.
- Blois JL, Williams JW, Fitzpatrick MC, Jackson ST, Ferrier S. 2013 Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proc Natl Acad Sci*, 110(23):9374–9.
- Bretagnolle V, Villers A, Denonfoux L, Cornulier T, Inchausti P, Badenhausser I. 2011 Rapid recovery of a depleted population of Little Bustards *Tetrax tetrax* following provision of alfalfa through an agri-environment scheme. *Ibis*, 153(1):4–13.
- Brisson N, Gate P, Gouache D, Charmet G, Oury F-X, Huard F. 2010 Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *F Crop Res*, 119(1):201–12.
- Bro E, Millot F, Decors A, Devillers J. 2015 Quantification of potential exposure of gray partridge (*Perdix perdix*) to pesticide active substances in farmlands. *Sci Total Environ*, 521-522:315–25.

- Brotons L, Wolff A, Paulus G, Martin J-L. 2005 Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. *Biol Conserv*, 124(3):407–14.
- Browne S, Vickery J, Chamberlain D. 2000 Densities and population estimates of breeding Skylarks *Alauda arvensis* in Britain in 1997. *Bird Study*, 47(1):52–65.
- Carson R. 1962 Silent spring. Houghton Mifflin, editor. 368 p.
- Cerezo A, Conde MC, Poggio SL. 2011 Pasture area and landscape heterogeneity are key determinants of bird diversity in intensively managed farmland. *Biodivers Conserv*, 20(12):2649–67.
- Chamberlain DE, Wilson JD, Fuller RJ. 1999 A comparison of bird populations on organic and conventional farm systems in southern Britain. *Biol Conserv*, 88(3):307–20.
- Chase JM. 2003 Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136(4):489–98.
- Chave J. 2004 Neutral theory and community ecology. *Ecol Lett*, 7(3):241–53.
- Cheng J, Mi X, Nadrowski K, Ren H, Zhang J, Ma K. 2012 Separating the effect of mechanisms shaping species-abundance distributions at multiple scales in a subtropical forest. *Oikos*, 121(2):236–44.
- Concepción ED, Díaz M, Baquero RA. 2008 Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landsc Ecol*, 23(2):135–48.
- Cremene C, Groza G, Rakosy L, Schileiko AA, Baur A, Erhardt A, *et al.* 2005 Alterations of Steppe-Like Grasslands in Eastern Europe: a Threat to Regional Biodiversity Hotspots. *Conserv Biol*, 19(5):1606–18.
- Cunningham SA, Attwood SJ, Bawa KS, Benton TG, Broadhurst LM, Didham RK, *et al.* 2013 To close the yield-gap while saving biodiversity will require multiple locally relevant strategies. *Agric Ecosyst Environ*, 173:20–7.
- Darwin C. 1859 On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Murray. London.
- De Snoo GR, Scheidegger NMI, De Jong FMW. 1999 Vertebrate wildlife incidents with pesticides: A European survey. *Pestic Sci*, 55(1):47–54.
- Devictor V, Jiguet F. 2007 Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. *Agric Ecosyst Environ*, 120(2-4):179–84.
- Devictor V, Julliard R, Jiguet F. 2008 Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117(4):507–14.
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N. 2010 Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: The need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*. p. 1030–40.
- Donald PF, Gree RE, Heath MF. 2001 Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc Biol Sci*, 268(1462):25–9.
- Duelli P, Obrist MK. 2003 Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic Appl Ecol*, 4(2):129–38.
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR. 1992 Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, 65(1):169.

- Ellis EC, Klein Goldewijk K, Siebert S, Lightman D, Ramankutty N. 2010 Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Glob Ecol Biogeogr*, 19 :589-606.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, *et al.* 2011 Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett.*, 14(2):101-12.
- Fahrig L, Girard J, Duro D, Pasher J, Smith A, Javorek S, *et al.* 2015 Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agric Ecosyst Environ*, 200:219-34.
- Filippi-Codaccioni O, Devictor V, Bas Y, Clobert J, Julliard R. 2010 Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. *Biol Conserv*, 143(4):883-90.
- Fuller RJ, Gregory RD, Gibbons DW, Marchant JH, Wilson JD, Baillie SR, *et al.* 1995 Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. *Conserv Biol* ;, 9(6):1425-41.
- Fuller R., Norton L., Feber R., Johnson P., Chamberlain D., Joys A., *et al.* 2005 Benefits of organic farming to biodiversity vary among taxa. *Biol Lett*, 1(4):431-4.
- Gil-Tena A, De Cáceres M, Ernoult A, Butet A, Brotons L, Burel F. 2015 Agricultural landscape composition as a driver of farmland bird diversity in Brittany (NW France). *Agric Ecosyst Environ*, 205:79-89.
- Gómez-Baggethun E, de Groot R, Lomas PL, Montes C. 2010 The history of ecosystem services in economic theory and practice: From early notions to markets and payment schemes. *Ecol Econ*, 69(6):1209-18.
- Green RE. 2005 Farming and the Fate of Wild Nature. *Science*, 307(5709):550-5.
- Griffon M. 2006 Nourrir la planète. Odile Jaco. 464 pages p.
- Grübler MU, Schuler H, Horch P, Spaar R. 2012 The effectiveness of conservation measures to enhance nest survival in a meadow bird suffering from anthropogenic nest loss. *Biol Conserv*, 146(1):197-203.
- Hambler C, Henderson PA, Speight MR. 2011 Extinction rates, extinction-prone habitats, and indicator groups in Britain and at larger scales. *Biol Conserv*, 144(2):713-21.
- Hanski I. 1998 Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706):41-9.
- Harrison S, Cornell H. 2008 Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecol Lett*, 11(9):969-79.
- Hart JD, Milsom TP, Fisher G, Wilkins V, Moreby SJ, Murray AWA, *et al.* 2006 The relationship between yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *J Appl Ecol.*, 43(1):81-91.
- Hinsley S., Bellamy P. 2000 The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *J Environ Manage*, 60(1):33-49.
- Hiron M, Berg Å, Eggers S, Berggren Å, Josefsson J, Pärt T. 2015 The relationship of bird diversity to crop and non-crop heterogeneity in agricultural landscapes. *Landsc Ecol.*, pp11-13.
- Hole DG, Perkins AJ, Wilson JD, Alexander IH, Grice PV, Evans AD. 2005 Does organic farming benefit biodiversity? *Biol Conserv*, 122(1):113-30, pp. 113-130.
- Hubbell SP. 2001 The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press. Princeton.

- Hutchinson GE. 1957 Concluding Remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 22:415–27.
- Hyvönen T, Huusela-Veistola E. Arable weeds as indicators of agricultural intensity - A case study from Finland. *Biol Conserv*. 2008;141(11):2857–64.
- Inger R, Gregory R, Duffy JP, Stott I. 2015 Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising. *Ecol Lett*, 18(1) :28-36.
- Knick ST, Rotenberry JT, Leu M. 2008 Habitat, topographical, and geographical components structuring shrubsteppe bird communities. *Ecography*, 31(3):389–400.
- Kragten S. 2011 Shift in crop preference during the breeding season by Yellow Wagtails *Motacilla flava flava* on arable farms in The Netherlands. *J Ornithol.*, 152(3):751–7.
- Kragten S, de Snoo GR. 2008 Field-breeding birds on organic and conventional arable farms in the Netherlands. *Agric Ecosyst Environ.*, 126(3-4):270–4.
- Krebs JR, Wilson JD, Bradbury RB, Siriwardena GM. 1999 The second Silent Spring? *Nature*, 400:611–2.
- Larsen FW, Bladt J, Balmford A, Rahbek C. 2012 Birds as biodiversity surrogates: Will supplementing birds with other taxa improve effectiveness? *J Appl Ecol.*, 49(2):349–56.
- Le Roux X, Barbault R, Baudry J, Burel F, Doussan I, Garnier E, *et al.* 2008 Agriculture et biodiversité - Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective, INRA, France.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, *et al.* 2004 The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett.*, 7(7):601–13.
- Leibold MA, Mikkelsen GM. 2002 Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97(2):237–50.
- Levin S. 1999 Towards a Science of Ecological Management. *Conserv Ecol.*;3(2).
- Levins R. 1969 Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bull Entomol Soc Am.*, 15(3):237–40.
- Lindsay KE, Kirk DA, Bergin TM, Best LB, Sifneos JC, Smith J. 2013 Farmland Heterogeneity Benefits Birds in American Mid-west Watersheds. *Am Midl Nat.*, 170(1):121–43.
- Lobell DB, Schlenker W, Costa-Roberts J. 2011 Climate Trends and Global Crop Production Since 1980. *Science*, 333(6042):616–20.
- Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H. 2011 Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends Ecol Evol.*, 26(9):482–91.
- Lopez-Antia A, Ortiz-Santaliestra ME, Blas EG, Camarero PR, Mougeot F, Mateo R. 2015 Adverse effects of thiram-treated seed ingestion on the reproductive performance and the offspring immune function of the red-legged partridge. *Environ Toxicol Chem.*, 34(6) :3120-9.
- Loreau M, Mouquet N, Gonzalez A. 2003 Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proc Natl Acad Sci.*, 100(22):12765–70.
- Millenium Ecosystem Assessment, 2005. «Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends», Chapter 26 : Cultivated Systems. 50 p.

- MacArthur RH. 1958 Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology*, 39(4):599.
- MacArthur RH, Wilson EO. The Theory of Island Biogeography. Princeton . Princeton; 1967. 215pp.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1963 An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17(4):373.
- McGarigal, Kevin; Marks, Barbara J. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-351. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. 122 p.
- McGill BJ. 2003 A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature*, 422(6934):881–5.
- Meynard CN, Lavergne S, Boulangeat I, Garraud L, Van Es J, Mouquet N, *et al.* 2013 Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. Gillman LN, editor. *J Biogeogr.*, 40(8):1560–71.
- Miguet P, Gaucherel C, Bretagnolle V. 2013 Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecol Modell.*, 266(1):10–8.
- Mittelbach GG, Schemske DW. 2015 Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends Ecol Evol.*, 30(5):241–7.
- Mouquet N, Loreau M. 2002 Coexistence in Metacommunities: The Regional Similarity Hypothesis. *Am Nat.*, 159(4):420–6.
- Mouquet N, Loreau M. 2003 Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *Am Nat.*, 162(5):544–57.
- Münkemüller T, de Bello F, Meynard CN, Gravel D, Lavergne S, Moullot D, *et al.* 2012 From diversity indices to community assembly processes: a test with simulated data. *Ecography*, 35(5):468–80.
- Newton I. 2004 The recent declines of farmland bird populations in Britain: An appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis.*, p. 579–600.
- Olden JD, Rooney TP. 2006 On defining and quantifying biotic homogenization. *Glob Ecol Biogeogr.*, 15(2):113–20.
- Phalan B, Green R, Balmford A. 2014 Closing yield gaps: perils and possibilities for biodiversity conservation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 369(1639):20120285.
- Pickett STA. 1989 Space-for-Time Substitution as an Alternative to Long-Term Studies. Long-Term Studies in Ecology. Springer, New York;. p. 110–35.
- Pickett ST., White PS. 1986 The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic P. 472 p.
- Presley SJ, Higgins CL, Willig MR. 2010 A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, 16;119(6):908–17.
- Purtauf T, Roschewitz I, Dauber J, Thies C, Tschardt T, Wolters V. 2005 Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agric Ecosyst Environ.*, 108(2):165–74.
- Rahmann G. 2011 Biodiversity and Organic farming: What do we know? *LANDBAUFORSCHUNG*, 61(3):189–208.

- Ray DK, Ramankutty N, Mueller ND, West PC, Foley JA. 2012 Recent patterns of crop yield growth and stagnation. *Nat Commun*, 3:1293.
- Riitters KH, O'Neill R V., Hunsaker CT, Wickham JD, Yankee DH, Timmins SP, *et al.* 1995 A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landsc Ecol*, 10(1):23–39.
- Santangeli A, Arroyo B, Millon A, Bretagnolle V. 2015 Identifying effective actions to guide volunteer-based and nationwide conservation efforts for a ground-nesting farmland bird. Fuller R, editor. *J Appl Ecol*, 52(4):1082–91.
- Siriwardena GM, Baillie SR, Buckland ST, Fewster RM, Marchant JH, Wilson JD. 1998 Trends in the abundance of farmland birds: A quantitative comparison of smoothed Common Birds Census indices. *J Appl Ecol*, 35(1):24–43.
- Smith HG, Dänhardt J, Lindström Å, Rundlöf M. 2010 Consequences of organic farming and landscape heterogeneity for species richness and abundance of farmland birds. *Oecologia*, 162(4):1071–9.
- Stachowicz JJ. 1999 Species Diversity and Invasion Resistance in a Marine Ecosystem. *Science*, 19;286(5444):1577–9.
- Stirnemann IA, Ikin K, Gibbons P, Blanchard W, Lindenmayer DB. 2014 Measuring habitat heterogeneity reveals new insights into bird community composition. *Oecologia*, 177(3):733–46.
- Stoate C, Boatman ND, Borralho RJ, Carvalho CR, de Snoo GR, Eden P. 2001 Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J Environ Manage.*, 63(4):337–65.
- Stoate C, Báldi A, Beja P, Boatman ND, Herzon I, van Doorn A, *et al.* 2009 Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe - A review. *Journal of Environmental Management*. p. 22–46.
- Tilman D. 1994 Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, 75(1):2.
- Toivonen M, Herzon I, Kuussaari M. 2015 Differing effects of fallow type and landscape structure on the occurrence of plants, pollinators and birds on environmental fallows in Finland. *Biol Conserv.*, 181:36–43.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C. 2005 Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecol Lett.*, 8(8):857–74.
- Tubiello FN, Salvatore M, Condor Golec RD, Ferrara A, Rossi S, Biancalani R, *et al.* 2014 Agriculture, Forestry and Other Land Use - Emissions by Sources and Removals by Sinks-1990-2011 Analysis. Rapport FAO, ESS working paper, N°2, march 2014.
- Tuck SL, Winqvist C, Mota F, Ahnström J, Turnbull LA, Bengtsson J. 2014 Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. McKenzie A, editor. *J Appl Ecol*. 51(3):746–55.
- Turner MG. 1989 Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annu Rev Ecol Syst.*, 20(1):171–97.
- Uchida K, Ushimaru A. 2014 Biodiversity declines due to abandonment and intensification of agricultural lands: patterns and mechanisms. *Ecol Monogr.*, 84 :637-658.
- Verhulst J, Báldi A, Kleijn D. 2004 Relationship between land-use intensity and species richness and abundance of birds in Hungary. *Agric Ecosyst Environ.*, 104(3):465–73.

- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, *et al.* 2007 Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5):882–92.
- Warren BH, Simberloff D, Ricklefs RE, Aguilée R, Condamine FL, Gravel D, *et al.* 2015 Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. Courchamp F, editor. *Ecol Lett.*, 18(2):200–17.
- Weibull AC, Bengtsson J, Nohlgren E. 2000 Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography*, 23(6):743–50.
- Wu J, Shen W, Sun W, Tueller PT. 2002 Empirical patterns of the effects of changing scale on landscape metrics. *Landsc Ecol.*, 17(8):761–82.
- Yu DW, Wilson HB. 2001 The Competition-Colonization Trade-off Is Dead; Long Live the Competition-Colonization Trade-off. *Am Nat.*, 158(1):49–63.
- Yu DW, Wilson HB, Pierce NE. 2001 An empirical model of species coexistence in a spatially structured environment. *Ecology*, 82(6):1761–71.
- Zakkak S, Chatzaki M, Karamalis N, Kati V. 2014 Spiders in the context of agricultural land abandonment in Greek Mountains: species responses, community structure and the need to preserve traditional agricultural landscapes. *J Insect Conserv.*, 18(4):599–611.

Sites internet :

- Agreste, 1955. « Recensement général de l'agriculture de 1955 », Paris. Site web Epsilon, bibliothèque numérique de la statistique publique française.
https://www.epsilon.insee.fr/jspui/bitstream/1/19307/1/RGA55_Tome1_a.pdf
- Agreste, 2000. « Recensements agricoles 1988 et 2000 »
<http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/ra2000/nat.pdf>
- Agreste, 2003. « 30 ans de PAC : plus de grandes cultures, moins de fourrages, autant de disparités géographiques », AGRESTE CAHIERS N° 3 - JUILLET 2003
<http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/articles03073A4.pdf>
- Agreste, 2008. « Les rendements du blé et du maïs ne progressent plus ». Agreste Primeur, n°210, mai 2008.
<http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/primeur210.pdf>
- Agreste, 2010. « Recensements agricoles 2010 »
<http://agreste.agriculture.gouv.fr/recensement-agricole-2010/>
- Agreste, 2010_2. « Le colza est très dépendant des pesticides dans les rotations courtes sans labour ». Agreste synthèses, synthèses n°2010/121, août 2010.
http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf_synthese1211008.pdf
- Agreste, 2011. « Les productions se concentrent dans les exploitations spécialisées ». Agreste Primeur, n°272, décembre 2011.
http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf_primeur272-2.pdf
- Agreste, 2012. « Des grandes cultures dans deux tiers des exploitations ». Agreste Primeur, n°283, juin 2012.
<http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/primeur283-3.pdf>
- Agreste, 2013. « Enquête sur la structure des exploitations agricoles 2013 et recensement agricole 2010 »

<http://agreste.agriculture.gouv.fr/enquetes/structure-des-exploitations-964/recensement-agricole-2010/resultats-donnees-chiffrees/>

Agreste, 2014. « Enquête Pratiques culturales 2011 Principaux résultats ». Agreste, les dossiers, n°21, juillet 2014.

http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/dossier21_integral.pdf

Banque mondiale, 2015. « Rendement des céréales (kg par hectare) » [En ligne]
<http://donnees.banquemondiale.org/indicateur/AG.YLD.CREL.KG/countries?display=graph>
(Page consultée en septembre 2015)

Union des industries de la protection des plantes (l'UIPP), 2014. « Les quantités de pesticides vendues en France » [En ligne] Site web d'observation et statistiques du Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie.

<http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/lessentiel/ar/2439/0/quantites-pesticides-vendues-france.html>

(Page consultée en septembre 2015)

Commission européenne, 2015 a « Consumption estimate of manufactured fertilizers: Nitrogen (tonnes of N) »

<http://ec.europa.eu/eurostat/web/agri-environmental-indicators/data/main-tables>

(Page consultée en septembre 2015)

Commission européenne, 2015 b « Consumption estimate of manufactured fertilizers: Phosphorus (tonnes of P) »

<http://ec.europa.eu/eurostat/web/agri-environmental-indicators/data/main-tables>

(Page consultée en septembre 2015)

Commission européenne, 2015 c « Utilised agricultural area (ha) »

<http://ec.europa.eu/eurostat/web/agri-environmental-indicators/data/main-tables>

(Page consultée en septembre 2015)

Commission européenne, 2015 d « Labour force - directly employed by the holding »

<http://ec.europa.eu/eurostat/web/agri-environmental-indicators/data/main-tables>

(Page consultée en septembre 2015)

Commission européenne, 2015 e « Number of agricultural holdings »

<http://ec.europa.eu/eurostat/web/agriculture/data/main-tables>

(Page consultée en septembre 2015)

Commission européenne, 2015 f « Common bird indices by type of estimate »

<http://ec.europa.eu/eurostat/data/database>

(Page consultée en septembre 2015)

Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie, 2015. « Chiffres clés de l'environnement, PARTIE 3 - ÉCONOMIE DE L'ENVIRONNEMENT ET ÉVOLUTION DES COMPORTEMENTS »

<http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/indicateurs-indices/f/2097/0/surfaces-toujours-herbe.html>

(Page consultée en septembre 2015)

MNHN-CRBPO, 2014. « Évolution de l'abondance des oiseaux communs ». Site web du ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie.

<http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/indicateurs-indices/f/1964/1115/evolution-labondance-oiseaux-communs.html>

(Page consultée en septembre 2015)

PARTIE I

Avant-Propos et résumé du chapitre I :

Si l'étude des processus structurant les communautés est une question de longue date, son application aux écosystèmes réels reste un problème complexe du fait de notre connaissance toujours imparfaite du milieu, de la multiplicité des méthodes d'analyses ainsi que de la forte dépendance au milieu étudié ou aux échelles (spatiales et temporelles) analysées. Les résultats restent donc souvent peu généralisables. Or une meilleure connaissance de ces processus est essentielle pour mieux comprendre les dynamiques actuelles (ou prédire les dynamiques futures) des communautés, et ce d'autant plus en milieu hétérogène et changeant. Je me suis donc intéressée dans cette première partie à la structuration des communautés d'oiseaux en milieu agricole intensif en prenant pour exemple le site « Plaine & Val de Sèvre » où nous bénéficions d'un suivi long terme des populations et d'une bonne connaissance du milieu et de son évolution.

Cette première analyse a ainsi premièrement permis de mettre en évidence un effet majeur des éléments boisés du paysage sur la composition des communautés d'oiseaux, fortement structurées le long d'un gradient de haies et de bois. Si ce constat n'est pas nouveau et a déjà été largement décrit dans la littérature, il est cependant à rappeler pour souligner la difficulté à contrôler ce facteur et à l'isoler pour parvenir à mettre en avant d'autres facteurs sous-jacents également influents mais souvent masqués par ce facteur dominant. C'est pourquoi nous avons choisi d'adopter une approche « déconstructive », afin d'isoler des sous-ensembles d'espèces et de sites cohérents, pour étudier la part relative des différents processus dans chacun de ces groupes plus homogènes et gommer ainsi l'effet du gradient dominant. En combinant différentes méthodes nous sommes ainsi parvenus à analyser ces processus de manière plus fine. Nos résultats montrent en effet d'importantes différences entre les groupes. Il apparaît ainsi que les espèces d'oiseaux de milieux ouverts (évitant les haies) sont ainsi davantage influencées par la composition en cultures, tandis que cette composition en culture n'aurait que peu d'influence sur les espèces nichant dans les haies, qui seraient essentiellement dépendant des éléments boisés pour nicher et s'alimenter et peu influencés par la nature des cultures autour. Nous montrons également que les processus structurant les communautés seraient dépendant du type de paysage, avec une importance plus importante de la dispersion dans les milieux ouverts et changeants (processus de type « mass effect ») et une influence dominante de l'environnement dans les milieux agricoles plus bocagers et pérennes (processus de type « species sorting »). Cette étude confirme donc bien l'intérêt de l'utilisation combiné de différentes méthodes ainsi que d'une approche « déconstructive » pour l'analyse de la structuration des communautés écologiques à fine échelle.

Deconstructing farmland bird metacommunities: the importance of mass effects and species sorting in community assembly

Laura Henckel¹, Nicolas Mouquet², Vincent Devictor², Christine N. Meynard^{3,4}, Vincent Bretagnolle^{1,5}

¹ *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS & Université de La Rochelle, 79360, Beauvoir sur Niort, France*

² *Institut des Sciences de l'Evolution, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France.*

³ *INRA, Centre de Biologie et de Gestion des Populations (CBGP), France*

⁴ *Virginia Institute of Marine Science, College of William & Mary, P.O. Box 1346, Gloucester Point, VA 23062, USA*

⁵ *LTER "ZA Plaine & Val de Sèvre", CNRS-CEBC, F-79360, Beauvoir sur Niort, France*

Abstract

Studies using appropriate tools at multiple spatial scales are required to gain an understanding of the mechanisms that generate biodiversity patterns. It is often difficult to separate the processes (demographic stochasticity, dispersal, environmental filtering and biotic interactions) that shape communities because different processes can produce similar patterns. One solution is to use a combination of methods and deconstruct the patterns to partition the diversity into more coherent units. Taking a practical example of farmland bird communities, this study used two complementary approaches: metacommunity analyses to characterize the distribution patterns based on species co-occurrences, and variation partitioning to distinguish between the effects of geographical and environmental factors on community structure and composition. The species were partitioned into coherent functional classes and the point count stations were classified according to the landscape characteristics and then the factors controlling the structure of each class were determined. These factors were different for each class (crop composition had a strong effect on openland species whereas it had no effect on hedgerow nesting birds) and the differences were also strongly dependent on the type of landscape. The geographical distance was more important in open landscapes (dominated by annual crops) than in more wooded landscapes (with more perennial components). The results showed that species composition is more affected by dispersal in a variable environment (mass effect) than in a stable environment where the community structure is better explained by species sorting. Overall, this study showed that the processes involved in determining the community assembly must be studied from different points of view and on different scales.

Key words

Metacommunity, variation partitioning, community assembly, bird, agro-ecosystem, dispersal, environment, species sorting, mass effect

INTRODUCTION

Determining the processes that shape biodiversity patterns in space and time is still a major challenge for community ecology (Leibold *et al.*, 2004, Holyoak *et al.*, 2005, Logue *et al.*, 2011). It has been suggested that the composition of a community results from four different processes (biotic interactions, environmental filtering, dispersal and demographic stochasticity) that affect species distribution patterns in different ways (Presley, Higgins and Willig, 2010). Species may become spatially aggregated (Cheng *et al.*, 2012) because of dispersal limitation or environmental filtering (species sharing similar functional traits are likely to be found in the same habitat), whereas biotic interactions may lead either to aggregation (through facilitation) or to overdispersion (through competition) between closely related species (Darmon *et al.*, 2012). In spatial community ecology, four metacommunity paradigms have been identified which depend on the relative strengths of these processes (Leibold *et al.*, 2004): i) the neutral model, which considers that assembly is determined solely by demographic stochasticity, dispersal and speciation/immigration; ii) environmental filtering (species sorting), which assumes that environmental gradients dominate; iii) mass effect, which depends on environmental filtering and dispersal processes acting concurrently; and iv) patch dynamics, which assumes that there are trade-offs between competition and the colonization abilities of species. Experimental approaches would have to be based on estimated ecological parameters that are usually extremely difficult to assess (e.g., speciation or dispersal rates) and so indirect methods consisting in the analysis of spatial patterns of species distributions provide a useful alternative means of disentangling these processes and testing the models on which they are built (Henriques-Silva, Lindo and Peres-Neto 2013, Presley *et al.* 2009, Dallas and Drake, 2014). However, so far, this approach has proved difficult, because i) the processes are scale-dependent, ii) the predictions overlap and iii) available methods and statistical tools cannot always be applied directly to available data

(Logue *et al.*, 2011). Scale dependence is increased by the choice and definition of communities over various spatial and temporal scales (Meynard *et al.*, 2013). Although numerous dedicated statistical methods have been proposed for analyzing community patterns, none is able to separate the various hypotheses as they usually focus on one dominant process and do not take account of alternative mechanisms (Logue *et al.*, 2011, Meynard *et al.*, 2013).

As communities are likely to comprise a large number of species that have different ecological preferences, they will respond differently to the same conditions. It might, therefore, be useful to break diversity down into several components that have “understandable behaviour” (Huston 1994, Azeria *et al.*, 2011). For instance, Marquet *et al.* (2004) suggested deconstructing richness patterns by focusing on the response of particular (eg. functional or taxonomic) classes. Breaking the statistical analysis down into classes of landscape (rather than classes of species) has been recommended for analyses using large spatial grains. In these cases, a single environmental variable (for example a geographical gradient such as latitude or altitude) often plays a dominant role, overriding other processes and resulting in a strong species turnover (Willis *et al.*, 2010). Combining complementary methods and analyzing diversity patterns using deconstruction methods is, therefore, a promising alternative means of determining the hierarchy of the processes at play: Meynard *et al.* (2013) argued that it was preferable to use a combination of methods and a range of spatial grains, and Marquet *et al.* (2004; see also Azeria *et al.* 2009) suggested adopting a deconstruction approach to determine the underlying processes at finer scales.

This study used three complementary approaches to determine the processes that shape farmland bird communities. Firstly, metacommunity patterns were analyzed (Presley, Higgins & Willig, 2010; Leibold & Mikkelsen, 2002) to characterize the global pattern and identify the most important environmental gradients and coherent classes of species. Secondly, a

variation partitioning approach was used to disentangle the relative contributions of environment and spatial distance, the latter being the result of dispersal limitations (Legendre, 2008; Cottenie, 2005). Thirdly, the two approaches were combined by a partitioning per species and habitat classes as these can be determined from the analysis of the metacommunity patterns.

The metacommunity pattern analysis distinguishes patterns that would be generated by biotic interactions, environment or random assembly, and does not require an *a priori* knowledge of the factors that may be involved as it is only based on the occurrences of species in particular sites. However, this method cannot assess the potential role of dispersal, which is central to metacommunity dynamics, and may not be satisfactory in cases where different processes act simultaneously, since only the dominant process will be detected. Furthermore, the results may be difficult to interpret if the ordination axes are not clearly correlated with some environmental gradients. Ulrich (2004) showed that neutral processes may produce non-random patterns, but, in this case, the ordination of species should not follow an environmental gradient (unless the environmental factors have a strong spatial structure). The method can only test correlations with environmental variables without taking account of the sign of the effect or the effect of other variables. In contrast, the variation partitioning method takes account of other factors to assess the purely spatial aspects as opposed to environmental factors, including possible interactions (Legendre and Legendre 2012) at various scales although, unlike direct analysis of metacommunity patterns, it is unable to take account of some of the assembly rules that are probably involved. Since there is no perfect method to test all these processes simultaneously and because each method has its own biases and limitations (Gilbert and Bennet, 2010), the various methods should be combined to refine the results and check for confounding factors.

This case study is a fairly rich farmland bird metacommunity (about 95 species, of which the 40 most common are considered in this study) in an intensive cereal agro-ecosystem. Despite intensive management for crop production, farming systems can support a wide variety of farmland bird communities, where species have different habitat preferences, different diets and different sized territories and where they can be easily detected using a moderate sampling campaign over a wide area. Agricultural landscapes are very variable, both in space and time (Farhig *et al.* 2011, Benton, 2003) and are, therefore, very suitable for such studies. The specific objective was to test whether deconstructing the metacommunity structure could provide a better approach for describing and understanding the community assembly.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study site (c. 429 km²) was the Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre, part of the French Long Term Ecological Research network, which is located in central western France, in the south of the Deux Sèvres department in the Poitou-Charentes Region (France; 46.23°N, 0.41 W, Fig. 1). It is an intensive farming system, where cereal crops are dominant (38.6% winter cereals, with 34.8% wheat in 2012 and 3.5% barley). Other main crops include rapeseed (9.2%), maize (8.5%), sunflower (10.1%), grassland (7.2%) and alfalfa (5.1%). The mean field size is 3.7 ha. The land use of the area was surveyed twice a year in April and June, from 2009 to 2013, corresponding to the periods for early harvesting and late sowing of crops. All data were geo-referenced and mapped into a GIS geodatabase with vector maps, using ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, California).

Point counts

Breeding birds were counted using 5 minute point counts, twice during the breeding season to

take account of both early and late migrants, at 260 point count stations, approximately one per square kilometer, over the whole study area (Fig. 1), every year from 2009 to 2013. The abundance of each species within a 200 meters radius was recorded during each point count. 95 bird species were recorded, but only 40 species were used for this study, excluding rare species (representing less than 1% of the total counts), non-breeding species (migrants), raptors (which have large territories) and gregarious feeding species that breed in towns and villages but feed in farmland landscapes (e.g. common swift *Apus apus*; see ESM 1 for detailed species selection). A previous study (Miguet, 2013) found that the best scale for assessing the environmental effect on farmland birds at this study site, during the breeding season, was an average of 300 meters (although this depended on the species). Each point count was, therefore, taken to represent a local community (the data from the 10 point counts at each station was pooled, see below), and the set of 260 point counts was considered to represent the metacommunity (total species richness observed over the whole study area, for all years and all point count stations). Each year was first analyzed separately, but, as interannual variability was small (see ESM 3), the data from each point count station (10 counts at each station) was pooled. Pooling the data limited the risk of missing some species owing to variable species detectability, providing a more detailed picture of the mean local community (with the disadvantage that temporal variability in the data was lost) and increasing the statistical power. The mean abundance of each species at each point count station was used as a proxy for their local abundance (see below).

Landscape characterization

Spatial data were processed using Quantum GIS version 1.7.3 (Development Team 2002-2010). The 37 land use categories (33 agricultural, 3 urban and 1 forest) were grouped into 11 categories: Alfalfa, Grassland, Ryegrass, Sunflower, Pea-flax-field beans, Rapeseed,

Cereals, Maize, Other crops (e.g. mustard, sorghum, millet and tobacco, representing less than 2% of crops), Urban, and Forest. Two linear components (roads and hedgerows) were added. The landscape was characterized in buffer areas around each point count station depending on the area in each land use category and the length of hedgerows and road/paths. To assess the effect of environmental variables depending on the scale, various radii were tested (every 200m from 200 to 1400m, see below). Because land use varied over time, both the mean and the coefficient of variation of % composition for each environmental variable over the five year study period were analyzed in order to take account of temporal variability in the composition of the landscape.

Statistical analyses

Farmland bird metacommunity patterns

The distribution patterns of species within the metacommunity were first analyzed using the methods described by Leibold & Mikkelsen (2002) and Presley, Higgins & Willig (2010). This method characterizes metacommunities using a site-by-species matrix, and is able to identify particular idealized patterns that can be related to the underlying metacommunity processes. The first step consisted in ordering the site-by-species matrix according to the first or second axes obtained after correspondence analysis (also called reciprocal averaging). Although the ordination is based only on species occurrence, the axes of the correspondence analysis are assumed to be related to a latent environmental gradient (Gauch, Whittaker and Wentworth, 1977). The correspondence with a real environmental gradient can be verified subsequently, by checking the correlation with measured environmental variables. Reciprocal averaging maximizes the proximity of sites with similar species composition and the proximity of species sharing the same sites. The reordered matrix thus maximizes the

coherence of the species distribution prior to assessing the deviation from a null model (Presley, Higgins & Willig, 2010).

The ordered matrix was then used to calculate three indices to characterize the metacommunity structure: coherence, species range turnover, and boundary clumping (Fig.2). Coherence indicates whether the various species are distributed along a particular gradient (positive coherence), are mutually excluded owing, for example, to interspecific competition (negative coherence, with a characteristic checkerboard pattern) or are randomly assembled (coherence close to zero, i.e. non-significant). When coherence is positive, two further indices need to be calculated. The spatial species turnover measures the number of times one species replaces another one between two sites. The number of replacements is calculated for each pair of sites and each pair of species. If the turnover is negative (less replacement than expected to occur by chance), this suggests a nested structure. If the turnover is positive, a third index is calculated: the boundary clumping. This indicates the aggregation of the distribution ranges between species. When positive, the pattern is Clementsian, i.e. different groups of species share the same ecological boundaries with respect to their habitat. When not significant, the pattern is Gleasonian, i.e. each species has its own ecological boundary. A negative value indicates an evenly spaced distribution, showing that there are significant differences in environmental tolerances between species. These three indices were then compared against the values expected for purely random variations to assess their significance. All the analyses were calculated using the Matlab “metacommunity” function developed by Presley, Higgins & Willig 2010 (available from <http://faculty.tarleton.edu/higgins/metacommunity-structure.html>). The function can be used to test several null models. We used a null model where the species richness per site was fixed (equal to the empirical richness) with proportional occurrence for each species and 200 iterations (default parameter). The default setting for the “com” parameter (range perspective)

was used to compare the distribution of species between sites (rather than the reverse “community perspective”), see Leibold & Mikkelsen (2002) for details. The correlation between the reciprocal averaging axes (axis 1 and 2) and the various environmental variables, measured at each site (i.e., the environmental gradient) and at each spatial scale (see ESM 4b), was calculated as well as the correlation with the species richness gradient (gradient of species richness between the different local communities).

Variation partitioning: relative effects of environment versus geographic distance on community structure

The variation partitioning method (Legendre and Legendre, 2012; Peres-Neto *et al.*, 2006) is used to decompose the total variance of a community composition into the parts explained purely by environmental or geographical factors, as well as their interaction (i.e. the effects that cannot be attributed to one or the other), (Fig.2). Variation partitioning is based on three redundancy analyses (RDA): the first, with environmental variables only, the second with geographical variables only and a third with both sets of independent variables. The fractions of the partitioning are then obtained by simple subtraction (Legendre, 2008). RDA is a constrained ordination method, which can be used to analyze the community composition matrix with respect to explanatory matrices (in this case geographical and environmental). It can be seen as an extension of multiple linear regressions for multivariate data. However, as RDA assumes a linear response of species abundance to environmental variables (unlike canonical analysis which assumes a unimodal response), this must first, be verified. Detrended correspondence analysis (“decorana” function in the “vegan” R package) was used to assess the gradient length (the species turnover along the ordination axes), which is considered to be a measure of the beta diversity in community composition along the ordination axis. According to Lepš and Šmilauer (2003), a unimodal model (Gaussian) is

more appropriate for lengths greater than 4, and a linear model gives a better fit for lengths under 3 (between 3 and 4, both ordination methods are suitable). We found a gradient length of 3.14, which made it possible to use a linear model and, therefore, redundancy analysis.

Abundance data were first Hellinger transformed. This transformation is recommended to reduce the asymmetry of community data containing many zeros prior to an ordination method such as RDA (Legendre & Gallagher 2001, Legendre & Legendre, 2012). Geographical axes were obtained by Trend Surface Analysis (TSA) using a third degree polynomial of the geographic coordinates of the point counts (x and y coordinates), and nine different spatial functions were tested (x^3 , y^3 , xy^2 , yx^2 , x^2 , y^2 , xy , x , y ; see Borcard, Legendre & Drapeau, 1992). This made it possible to model the spatial structure at different spatial scales by testing both linear and non-linear functions, but without considering excessively complex variations (if too many functions are tested, there is a risk of interpreting random variations as a spatial effect, artificially increasing the spatial contribution; see Gilbert and Bennet 2010). This analysis used the “packfor” R package (R.3.1.0, 2014) (available from R-forge: http://r-forge.r-project.org/R/?group_id=195), and the “varpart” function of the “vegan” package for the variation partitioning. This analysis was carried out for each environmental scale from 200 to 1400, in 200m steps.

Breaking down diversity patterns into landscape and species classes

In the above stages, the dataset was analyzed as if it were homogeneous. However, there were considerable differences in both landscapes and bird communities in the study area. For instance, landscapes ranged from highly intensive open fields without any trees to mosaics of plots of land delimited by hedges. As hedgerows are well known to shape bird communities in open landscapes (see, for example O'Connor *et al.*, 1984; Balent and Courtiade, 1992; Berg 2002), the analyses were refined by reducing the diversity by carrying them out for three

classes of landscape separately. The three classes of landscape were defined on the density of tree cover. Hedgerows were assumed to have a similar effect to small fragments of forest, and 100 m wide zone on either side of hedgerows was defined *a priori* as a buffer zone which was added to the area of forest. The width of this buffer zone corresponded to the tree avoidance distance for the skylark *Alauda arvensis* found in this study area (Miguet, 2013). The area of tree cover (hedgerows and forest) was, therefore, calculated in the 200m buffer zone around each point count station. The three classes corresponded approximately to 0-35% (open landscapes), 35-70% (intermediate landscapes), 70-100% (wooded landscapes) of tree cover and had similar sample sizes (i.e. 76, 77 and 107 sites, respectively). Wooded landscapes comprised small fields, with a high proportion of perennial crops and a large number of hedges and forest fragments.

The 40 bird species were also classified into three *a posteriori* classes. Species classes were based on the co-occurrence in the data set. To build the classes, the “dudi.coa” function of the “ade4” package (R.3.1.0, 2014) was used to perform a correspondence analysis (as described above). The species distribution (mean and standard deviation) was then ordinated along the first axis of the correspondence analysis, using the function “sco.distri” package (ade4) (see ESM 2). The ordination values for the species along the first ordination axis were then transformed to Euclidean distances, and a dendrogram (hierarchical clustering) was built using these distances (“hclust” function, “stats” package, R.3.1.0, 2014) (see ESM 2). The dendrogram was used to define the three *a posteriori* classes. As this ordination axis could be interpreted as corresponding to a tree cover gradient (see result), the first class was qualified as “openland species” (7 species), the second as “intermediate” (17 species) and the third as “wooded area species” (17 species).

RESULTS

Relative importance of the effects of distance and habitat on metacommunity assembly

The farmland bird community had a clear Clementsian gradient along the first two axes of the reciprocal averaging (ESM 4a). All species were distributed along the same environmental gradient (positive coherence), with a species replacement along this gradient (positive turnover), and apparent clusters of species sharing the same habitat preferences (positive boundary clumping). The environmental gradient corresponded to the density of tree cover (Pearson correlation with the hedgerow/forest gradient, $r=0.87$, $p<0.0001$) although there was also a (lower) correlation with grasslands ($r=0.36$, $p<0.0001$). Species richness at each point count station was also highly correlated ($r=0.83$, $p<0.0001$) with this environmental gradient, indicating that more species were found in wooded landscapes. The communities also had a Clementsian gradient along the second axis of the reciprocal averaging, which was correlated with the built up areas ($r=0.49$, $p<0.0001$).

Variation partitioning made it possible to assess the relative importance of geographical (distance) and environmental factors in explaining the variation (Fig. 3). The total explained variation (in dotted black, Fig. 3b) was almost fully explained by the environmental factors (black curve, Fig. 3), though the environmental contribution decreased with increasing spatial grain, with the total explained variation being greatest at the 200 m scale (explaining more than 30% of the total variation; Fig. 3). The geographical contribution was always low, explaining less than 10% of the total explained variation (similar results were found using other spatial models such as PCNM, although these models slightly increased the geographical contribution, see ESM 5). The environmental contribution was mostly explained by the presence of hedgerows (see black bars in Fig. 3): hedgerows and forest represented 76.4% of the variation explained by environment at a 200m scale, and 55.7% at a 1400 m scale. An analysis at metacommunity level showed that farmland birds were far more affected

by environmental factors than by geographical distance, with hedgerows being the dominant factor within the environment.

Relative importance of the effects of distance and habitat using landscape deconstruction

When the same analyses were carried out separately for each class of landscape, the community structure still showed Clementsian patterns (see ESM 4a) for open and wooded landscapes along the first axis. However, the relative importance of environmental and geographical factors in explaining the variation depended on the class of landscape (Fig. 4a and ESM 6a): in open landscapes (dominated by annual crops), the geographical contribution was stronger than the environmental contribution (except at the smallest spatial scale). In contrast, in wooded landscapes, the environmental factors were dominant for all spatial grains. In intermediate landscapes (mosaic of annual crops and hedgerows), the geographical factor was dominant only at large spatial grains. The effect of environmental factors in wooded landscapes was largely due to hedgerows (explaining almost 10% of the total variation at small spatial grains) (Fig. 4a), which suggested that landscape deconstruction did not completely eliminate the dominance of hedgerows. However, hedgerows had less effect in open and intermediate landscapes than in wooded landscapes (Fig. 4a), with a relatively important effect only at small spatial grains (in the 200 and 400 m grains), accounting for less than 5% of the total variation, compared to 20% without landscape deconstruction. Landscape deconstruction, therefore, revealed the effect of additional environmental factors that did not appear in the global metacommunity analysis, such as the presence of alfalfa/grassland and rapeseed in open areas, and the presence of built up areas, alfalfa/grassland and other crops in wooded landscapes. The mean crop composition appeared to be more important than the temporal variation (measured by the coefficient of variation).

Relative importance of effects of distance and habitat using species class deconstruction

As expected, when the bird community was split into three classes along the environmental gradient, the Clementsian gradient disappeared, with each class having a random structure along the first axis, a result not found when landscapes were deconstructed (ESM 4a). With species class deconstruction, the proportion of the variation explained by environmental factors was higher than that explained by geographical factors (Fig. 4b and ESM 6b), especially for hedgerow species as opposed to openland species. Openland species appeared to respond more strongly to the crop composition (especially grassland/alfalfa and rapeseed) than intermediate or wooded area species, especially at smaller spatial grains. Moreover, geographical factors explained more of the variation than for the other classes of species (although their contribution was still lower than the environmental factors).

DISCUSSION

Determining the processes that shape community assembly, based on species distribution and diversity patterns, is still a challenging task given the number of processes involved and their scale dependency (Logue *et al.*, 2011; Leibold *et al.*, 2004). Meynard *et al.* (2013) and Marquet *et al.* (2004) suggested adopting a deconstruction approach to reveal the underlying processes at finer scales and that it was preferable to use a combination of methods and different spatial scales. Other models could be used, for example, to test the sign of these effects (e.g. GLM or SAR model; Meynard *et al.*, 2013). This study showed that these suggestions were useful. The combination of two methods applied to coherent subsets (decomposition into classes of habitat and classes of species) provided information that would have been overlooked had the data been analyzed as a whole.

Global variation partitioning showed that environmental factors had a strong effect, especially at a fine spatial grain (200m), which is coherent with previous studies that showed that

farmland bird territories in the breeding period are fairly small, usually varying between 100 to 1000 m depending on the species (Söderström & Pärt 2000, Pelosi *et al.*, 2014). However, the decrease in the effect of environmental factors at larger spatial grains could also be explained by there being fewer differences between landscapes at these larger spatial grains (the composition of the agricultural landscape becomes fairly stable and more uniform as the spatial scale increases). However, the effect of distance remained low and relatively constant at all spatial scales. Both variation partitioning and community pattern analysis showed that the effect of the environmental factors was explained mainly by tree cover (hedgerows, trees or forest fragments) (Fig. 3), that masked other variables. The effect of tree cover on farmland birds has been clearly demonstrated (O'Connor 1984, Fuller, Trevelyan & Hudson 1997), as trees and hedges provide key nesting habitats and song-posts for many bird species (Siriwardena, Cooke & Sutherland, 2012), while they may be avoided by other species, e.g. skylarks and yellow wagtails (Wilson *et al.* 1997, Miguet, Gaucherel & Bretagnolle, 2013, Gilroy, 2010).

A strong species turnover with the community assembly depending on several different processes could be expected in highly variable landscapes (such as that considered here), ranging from open land dominated by annual crops to mosaics of small perennial crops surrounded by hedgerows, (Marquet *et al.*, 2004, Willis *et al.* 2010). It appeared essential to use a deconstruction approach, with two successive deconstruction axes (division into classes of landscape and classes of species) to reveal the various processes involved and these results showed that the two approaches provided complementary results. The landscape deconstruction showed that the processes determining the structure of the communities depended on the type of landscape: in wooded landscapes, species sorting was dominant, whereas in open landscapes mass effect was dominant, as both geographical and environmental factors were combined, at least at a small spatial scale. In open land,

dominated by annual crops, species appeared to be more dependent on dispersal for survival given the environmental instability (crop rotation), than in perennial landscapes (dominated by hedgerows and perennial crops), reflecting the well-documented stabilizing effect of dispersal in variable or disturbed environments (Roff, 1974, Kuno, 1981). Mouquet *et al.* (2006) further showed that dispersal maintains high species richness (locally and regionally) at intermediate levels of variability, but few empirical studies have tested this assumption in real ecosystems (Vanschoenwinkel, Buscke and Bredonck, 2013). This study provided empirical evidence of the critical role of dispersal and heterogeneity for farmland bird communities in intensive agricultural areas. However, the results are based on spatial patterns and should be replicated over time or confirmed by coupling with explicit studies of animal movements between patches.

On the other hand, deconstruction into species classes revealed strong differences in habitat preferences. Farmland birds nesting in hedgerows or isolated forested patch were strongly affected by the presence of tree cover, but not affected by the crop composition around their nesting sites, indicating that these species do not depend on crops for foraging (see also Macleod, Parish & Hubbard 2004, Whittingham *et al.* 2001). The reverse was true for openland species, which were strongly affected by crop composition (especially grassland, alfalfa and oilseed rape). These results are consistent with Siriwardena, Cooke & Sutherland (2012), who also observed the effect of crop composition on farmland birds species, after controlling for landscape variables. Openland species are all ground nesting birds which rely on crops both for nesting and foraging, e.g. grasslands (Wilson *et al.*, 1999, Miguet, Gaucherel & Bretagnolle, 2013), winter cereals (Kragten 2011), oilseed rape (Moorcroft, Wilson & Bradbury, 2006). However, these species are also the most threatened by agricultural intensification. The loss of crop diversity and the decrease in some types of crop (eg. the shift from spring-sown to autumn-sown cereals) as well the use of chemical inputs

appears to be at least partly responsible for their decline (Newton, 2004). Other studies (Fahrig *et al.*, 2011; Miguet, Gaucherel & Bretagnolle, 2013) showed that crop diversity may provide complementary landscapes and increase species abundance or richness. Few studies have assessed the effect of crop composition on the whole bird community as in this study. However, using the two deconstruction approaches (by species and by landscape) simultaneously resulted in a loss of statistical power and the results were difficult to interpret (see ESM 6).

CONCLUSION

This study showed the advantages of combining different methods in a deconstruction approach, to reveal the processes that structure ecological communities. It showed that farmland birds have strong, diverse ecological preferences, and that communities can be shaped by different processes depending on the type of landscape, with species sorting processes apparently dominating in perennial landscapes and mass effect processes being more likely to occur in unstable open landscapes.

Acknowledgments

Funding for this work was provided by the ERA-Net BiodivERsA and the French National Research Agency (ANR), in the framework of the European FarmLand project. We should like to thank all those involved in the FarmLand project, the field workers who collected the data, and especially Steve Augiron and Paul Miguet, who made a significant contribution to data collection, data entry and data processing as part of their PhD studies. NM was funded by the CNRS. This paper is Contribution No. XXXX of the Virginia Institute of Marine Science, College of William & Mary.

Literature cited

- Azeria E.T., M. Bouchard, D. Pothier, D. Fortin and C. Hébert. 2011. Using biodiversity deconstruction to disentangle assembly and diversity dynamics of understorey plants along post-fire succession in boreal forest. *Global Ecology and Biogeography* 20:119–33.
- Azeria, E. T., D. Fortin, C. Hébert, P. Peres-Neto, D. Pothier, and J. C. Ruel. 2009. Using null model analysis of species co-occurrences to deconstruct biodiversity patterns and select indicator species. *Diversity and Distributions* 15:958–971.
- Balent, G., and B. Courtiade. 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology* 6:195–211.
- Benton, T. G., J. A. Vickery, and J. D. Wilson. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18:182–8.
- Berg, Å. 2002. Breeding birds in short-rotation coppices on farmland in central Sweden — the importance of *Salix* height and adjacent habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 90:265–276.
- Borcard, D., P. Legendre, and P. Drapeau. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73:1045–1055.
- Cheng, J., X. Mi, K. Nadrowski, H. Ren, J. Zhang, and K. Ma. 2012. Separating the effect of mechanisms shaping species-abundance distributions at multiple scales in a subtropical forest. *Oikos* 121:236–244.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8:1175–82.
- Dallas, T, and J. M. Drake. 2014. Relative importance of environmental, geographic, and spatial variables on zooplankton metacommunities. *Ecosphere* 5:104.
- Darmon, G, C. Calenge, A. Loison, J-M. Jullien, D. Maillard, and J-F Lopez. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography* 35:44–53.
- Fahrig, L., J. Baudry, L. Brotons, F. G. Burel, T. O. Crist, R. J. Fuller, and J-L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14:101–12.
- Fuller, R. J., R. J. Trevelyan, and R. W. Hudson. 1997. Landscape composition models for breeding bird populations in lowland English farmland over a 20 year period. *Ecography* 20:295–307.
- Gauch, H. G., R. H. Whittaker, and T. R. Wentworth. 1977. A Comparative Study of Reciprocal Averaging and Other Ordination Techniques. *Journal of Ecology* 65:157–174.

- Gilbert, B., and J. R. Bennett. 2010. Partitioning variation in ecological communities: do the numbers add up? *Journal of Applied Ecology* 47:1071–1082.
- Gilroy, J. J., G. Q. A. Anderson, P. V. Grice, J. A. Vickery, and W. J. Sutherland. 2010. Mid-season shifts in the habitat associations of Yellow Wagtails *Motacilla flava* breeding in arable farmland. *Ibis* 152:90–104.
- Henriques-Silva, R., Z. Lindo, and P. R. Peres-Neto. 2013. A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical areas. *Ecology* 94:627–39.
- Holyoak, M., M. A. Leibold, N. M. Mouquet, R. D. Holt, and M. F. Hoopes. 2005. Metacommunities: a framework for large-scale community ecology. Pages 1-31 *in* M. Holyoak, M. A. Leibold, and R. D. Holt, editors. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton Monographs in Population Biology, Princeton University Press, Princeton NJ, USA.
- Huston, M. A. 1994. *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kragten, S. 2011. Shift in crop preference during the breeding season by Yellow Wagtails *Motacilla flava flava* on arable farms in The Netherlands. *Journal of Ornithology* 152:751–7.
- Kuno, E. 1981. Dispersal and the persistence of populations in unstable habitats: A theoretical note. *Oecologia* 49:123–6.
- Legendre P. 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology* 1:3–8.
- Legendre, P., and E. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129:271–280.
- Legendre, P., and L. Legendre. 2012. *Numerical Ecology*. 3rd Edition, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, and A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
- Leibold, M. A., and G. M. Mikkelsen. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* 97:237–250.
- Lepš, J., and P. Šmilauer. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. First edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter, and H. Hillebrand. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution* 26:482–491.
- Macleod, C. J., D. M. B. Parish, and S. F. Hubbard. 2004. Habitat associations and breeding success of the Chaffinch *Fringilla coelebs*: Capsule Population trends for Chaffinch on farmland are unlikely to be explained by their preference for non-crop habitats alone. *Bird Study* 51:239–47.
- Marquet, P. A., M. Fernández, S. A. Navarrete, and C. Valdovinos. 2004. Diversity emerging: towards a deconstruction of biodiversity patterns. Pages 191-209 in M. Lomolino, and L. R. Heaney, editors. *Frontiers of Biogeography: New direction in the Geography nature*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Meynard, C. N., S. Lavergne, I. Boulangeat, L. Garraud, J. Van Es, N. Mouquet, and W. Thuiller. 2013. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. *Journal of Biogeography* 40:1560–1571.
- Miguet, P., C. Gaucherel, and V. Bretagnolle. 2013. Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecological Modelling* 266:10–18.
- Miguet, P. 2013. Influence of habitat heterogeneity on population dynamics and distribution. unpublished PHD, defended the 9th of December 2013, in Montpellier, France.
- Moorcroft, D., J. Wilson, and R. Bradbury. 2006. Diet of nestling Linnets *Carduelis cannabina* on lowland farmland before and after agricultural intensification: Capsule Between the 1960s and 1990s, nestling diet has changed in ways consistent with the impact of agricultural intensification on the avifauna. *Bird Study* 53 :156–62.
- Mouquet, N., T. Miller, T. Daufresne, and J. Kneitel. 2006. Consequences of varying regional heterogeneity in source-sink metacommunities. *Oikos* 113 :481–8.
- Newton I. 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146:579–600.
- O'Connor, R. J. 1984. The importance of hedges to songbirds. Pages 117-123 in D. Jenkins, editor. *Agriculture and the environments*. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge, UK.
- Pelosi, C., S. Bonthoux, F. Castellarini, M. Goulard, S. Ladet, and G. Balent. 2014. Is there an optimum scale for predicting bird species' distribution in agricultural landscapes? *Journal of Environmental Management* 136:54–61.

- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray, and D. Borcard. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87:2614–2625.
- Presley, S. J., C. L. Higgins, C. López-González, and R. D. Stevens. 2009. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia* 160:781–93.
- Presley, S. J., C. L. Higgins, and M. R. Willig. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119:908–917.
- Roff, D. A. 1974. The analysis of a population model demonstrating the importance of dispersal in a heterogeneous environment. *Oecologia* 15:259–75.
- Siriwardena, G. M., I. R. Cooke, and W. J. Sutherland. 2012. Landscape, cropping and field boundary influences on bird abundance. *Ecography* 35:162–73.
- Soderstrom, B., and T. Part. 2000. Influence of Landscape Scale on Farmland Birds Breeding in Semi-Natural Pastures. *Conservation Biology* 14:522–33.
- Ulrich, W. 2004. Species co-occurrences and neutral models: Reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos* 107:603–609.
- Vanschoenwinkel, B., F. Buschke, and L. Brendonck. 2013. Disturbance regime alters the impact of dispersal on alpha and beta diversity in a natural metacommunity. *Ecology* 94:2547–57.
- Whittingham, M. J., R. B. Bradbury, J. D. Wilson, A. J. Morris, A. J. Perkins, and G. M. Siriwardena. 2001. Chaffinch *Fringilla coelebs* foraging patterns, nestling survival and territory distribution on lowland farmland. *Bird Study* 48:257–70.
- Willis, C. G., M. Halina, C. Lehman, P. B. Reich, A. Keen, S. McCarthy, and J. Cavender-Bares. 2010. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. *Ecography* 33:565–577.
- Wilson, J. D., J. Evans, S. J. Browne, and J. R. King. 1997. Territory Distribution and Breeding Success of Skylarks *Alauda arvensis* on Organic and Intensive Farmland in Southern England. *Journal of Applied Ecology* 34:1462.
- Wilson, J. D., A. J. Morris, B. E. Arroyo, S. C. Clark, and R. B. Bradbury. 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 75: 13–30.

Figure Caption

Figure 1. Location of the LTER Plaine et Val de Sèvre study area and positions of the 260 point count stations. These stations are distributed fairly evenly over the whole area.

Figure 2. Principles and comparison of the two methods: metacommunity pattern analysis characterizes the patterns generated by environmental factors, biotic interactions or random processes whereas variation partitioning can distinguish the effect of environment factors and dispersal on the community assembly.

Figure 3. Global variation partitioning analysis (all species classes and all landscape classes). The variation explained by each variable (geographical = dark grey curve, environmental = black curve and interaction between environment and geographical = light grey curve) is represented by the percentage of the total variation of the community (4a) or with respect to the total explained variation (dotted line) (4b), at each environmental grain (x-axis). The barplot represents the relative effect of each environmental variable (M=mean, CV=Coefficient of Variation).

Figure 4. Variation partitioning for each class of landscape (open, intermediate and wooded) (5a) and each class of species (5b). The curves represent the part of the total variation explained by each variable: environmental (black), geographical (dark grey), interaction between environmental and geographical (light grey), total (dotted line) at each environmental grain (x-axis). The barplot represents the relative effect of each of the environmental variables (M=mean, CV=Coefficient of Variation).

Figure 1.

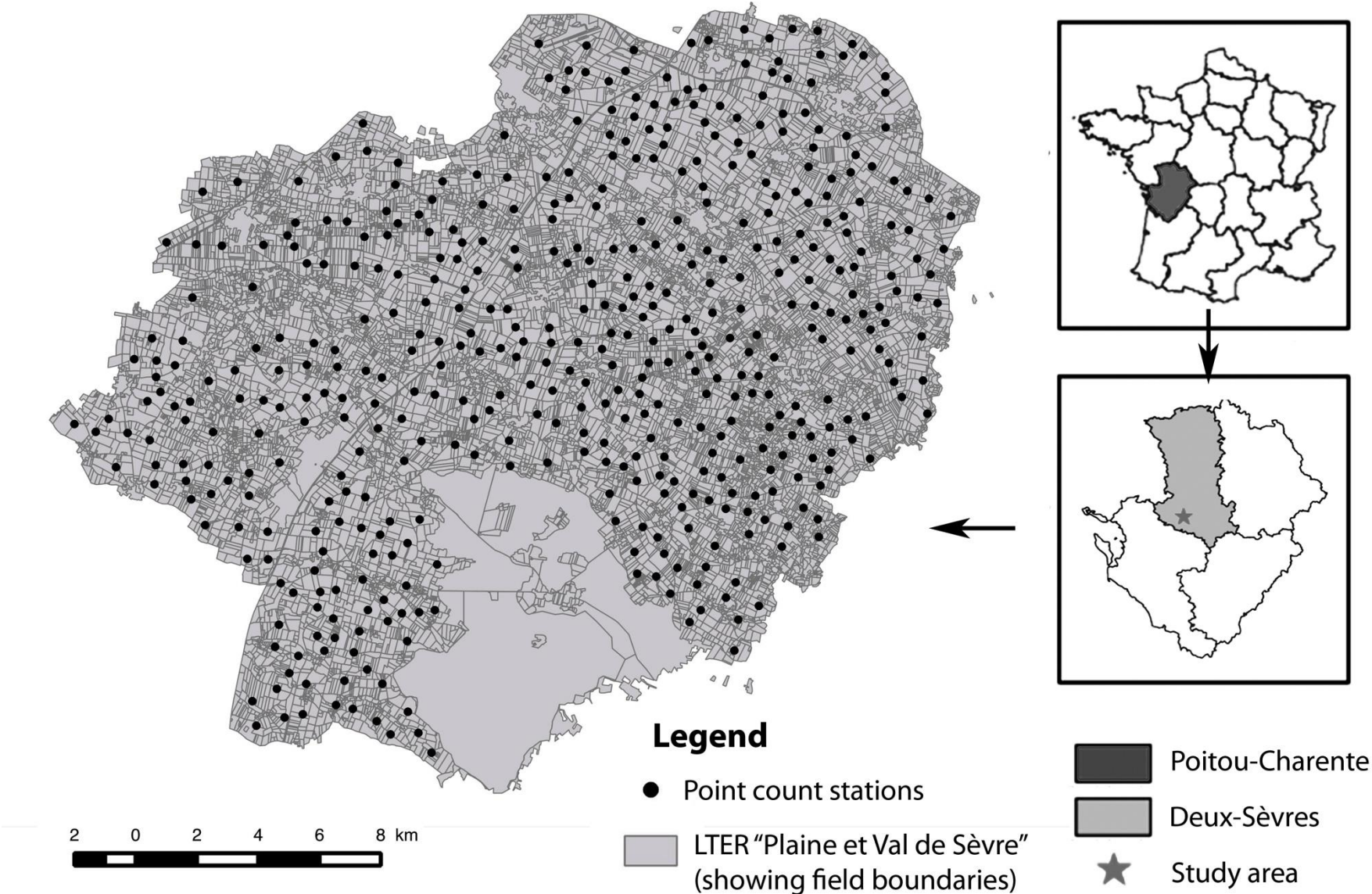
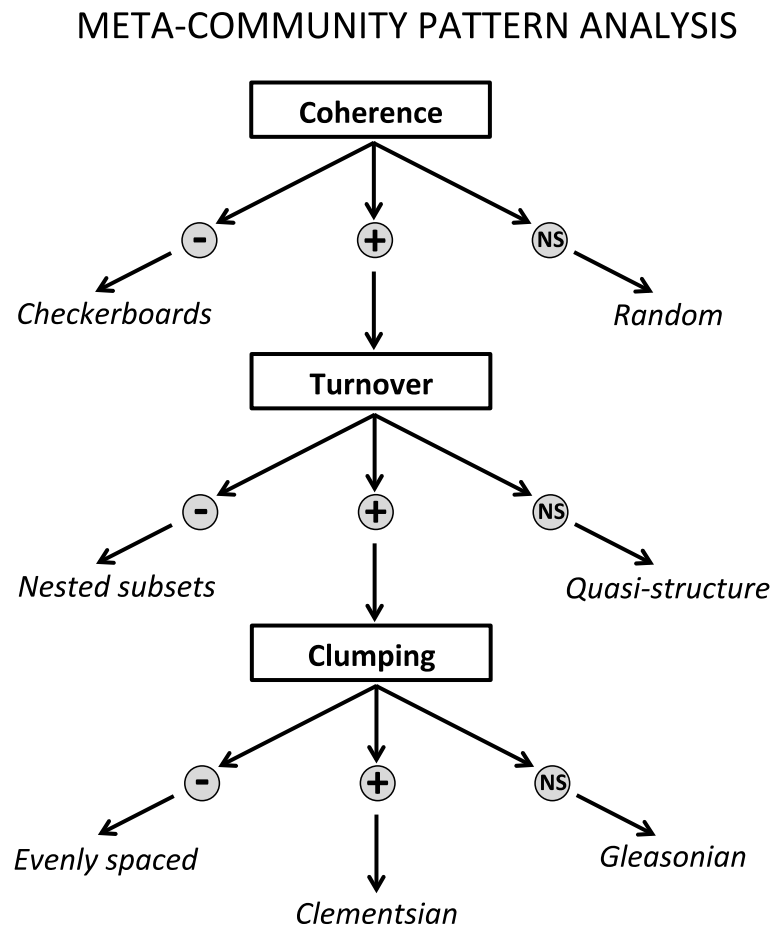


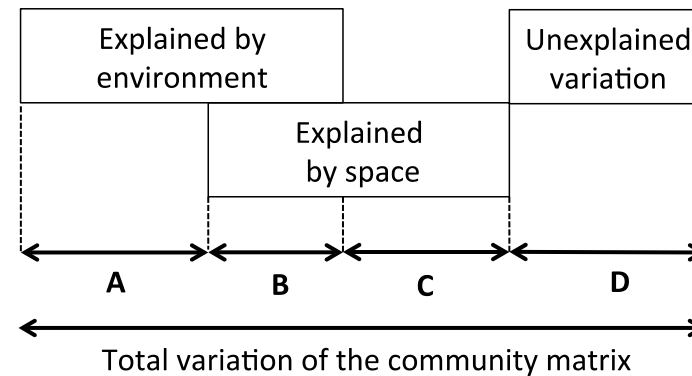
Figure 2.



Processes tested:

- Biotic interactions (competition)
- Environmental filtering
- Random assembly

VARIATION PARTITIONING



- A = Pure environmental part
- B = Interaction space-environment
- C = Pure geographical part
- D = Unexplained variation

Processes tested:

- Environmental filtering
- Dispersal (geographical effect)

Figure 3.

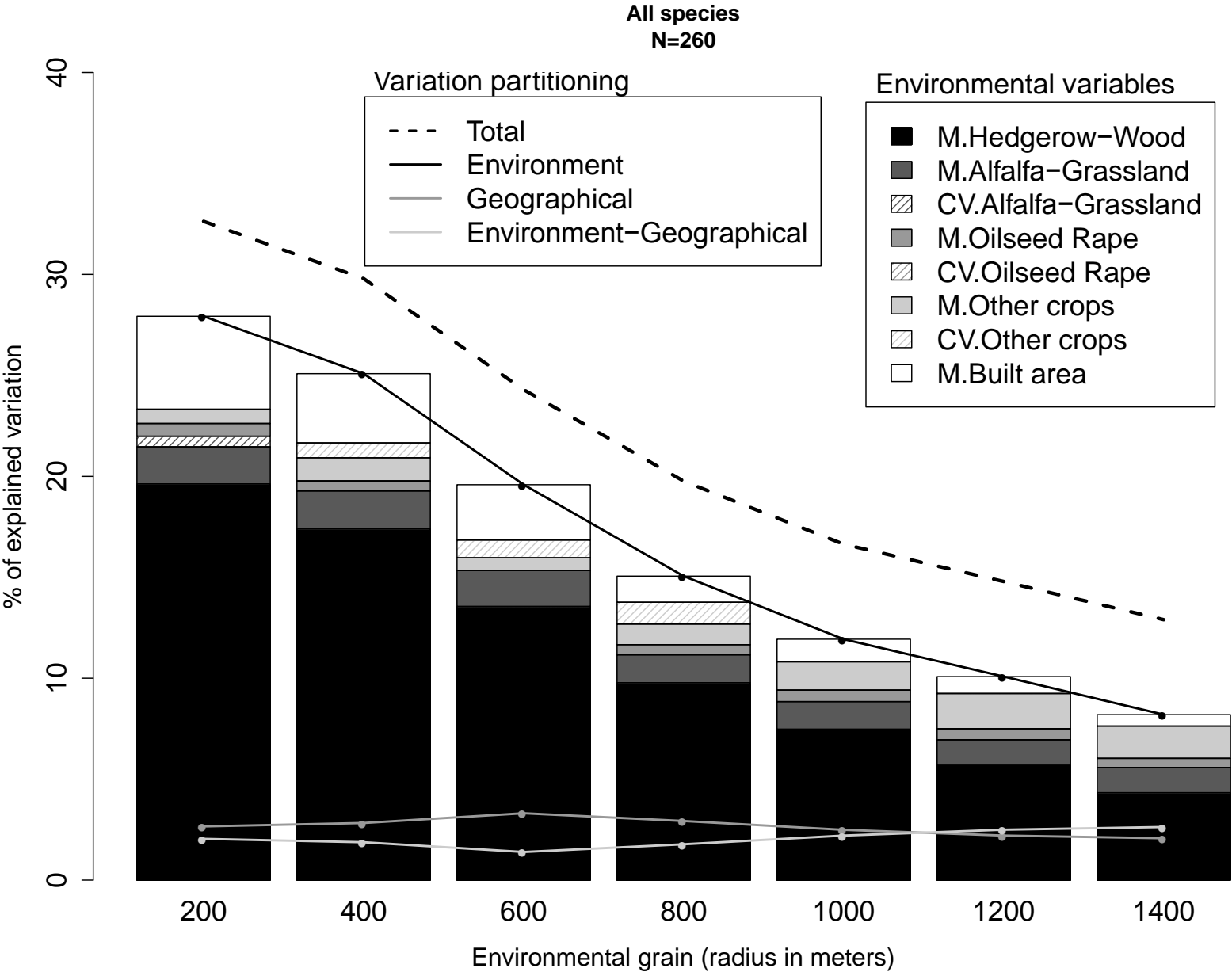
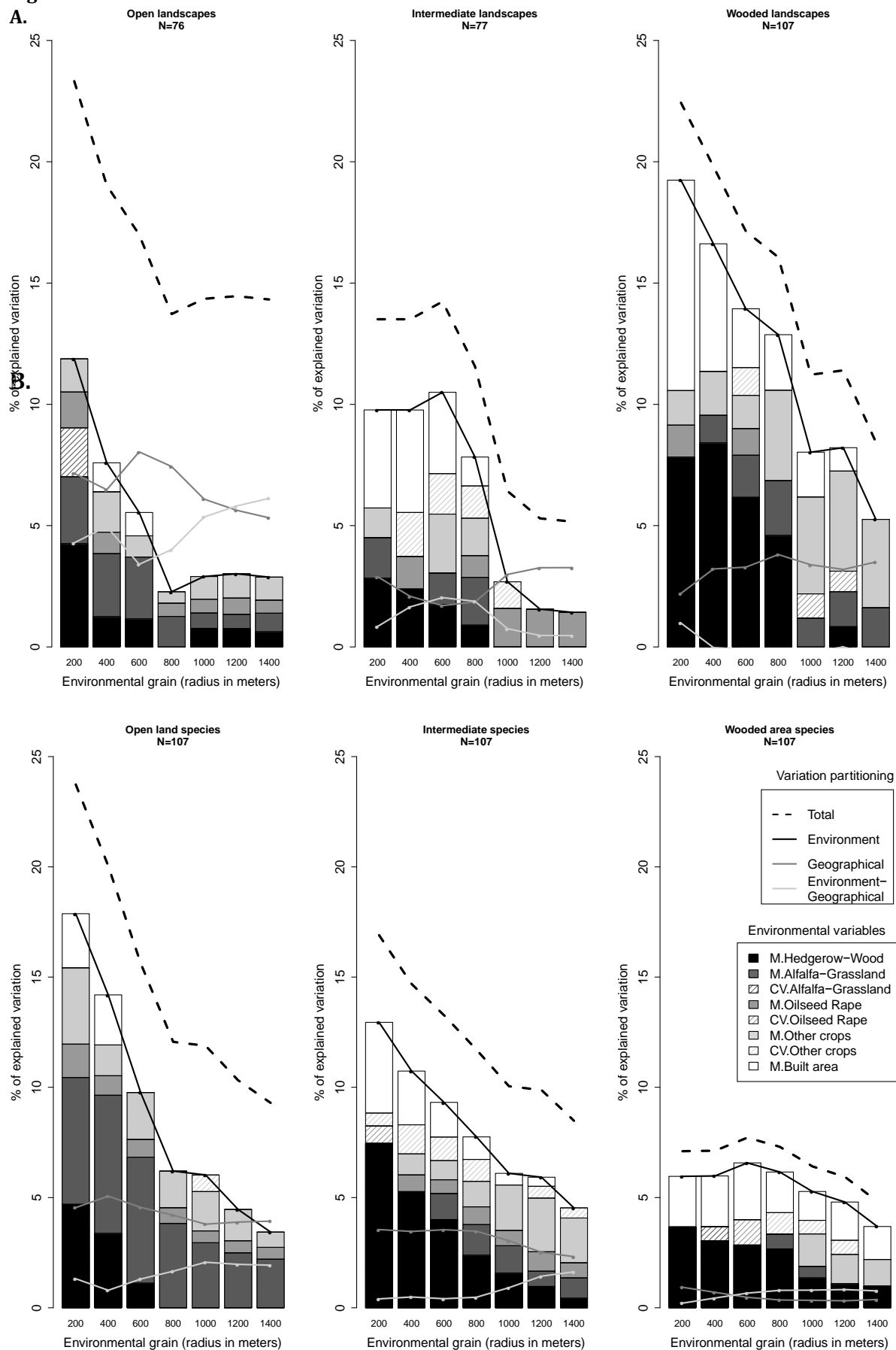


Figure 4.



Electronic Supplementary Material

ESM Caption

ESM 1. Species list (per class) and results of the redundancy analysis (RDA)

We observe that the three species classes are ordinated along the first axis of the RDA, which is strongly correlated with a gradient of wooded component (see figure ESM2)

ESM 2. Analysis of species co-occurrence by correspondence analysis. Species are distributed along a tree cover gradient (strong correlation with the first axis of the correspondence analysis). A dendrogram can be built by transforming the ordination value along this axis into the Euclidean distance. Three species classes can be distinguished using the dendrogram, corresponding to openland, intermediate and wooded area species.

ESM 3. Global variation partitioning per year (all species classes and all landscape classes). The percentage of variation explained by each variable is presented (geographical = blue curve, environmental = green curve, interaction between environment and geographical = purple curve, and total variation of the community = red curve) at each environmental grain (x-axis). The barplot represents the relative effect of each environmental variable (M=mean, CV=Coefficient of Variation).

The same pattern is observed each year, ie. a strong environmental effect, mostly explained by wooded component, and especially at low spatial scale (200m), with a low geographical effect, constant at all environmental grains.

ESM 4. Meta-community pattern analysis (see Presley, Higgins and Willig, 2010 and Leibold and Mikkelsen, 2002)

A. Results of the meta-community pattern analysis on the first two axis of the Redundancy Analysis (RDA)

The table present the value of the different indices, computed with the « meta-community function » in Matlab (see Leibold and Mikkelsen, 2002) :

Abs = the number of embedded absences in a given ordinated matrix

Apr = pvalue associated with embedded absences

MA = mean number of rembedded absences base on null models

SA = standard deviation of number of embedded absences based on null models

Re = number of replacemnets (checkerboard)

Rpr = pvalue associated with replacements

MR = mean number of replacements base on null models

SR = standard deviation of number of repalcements based on null models

M = Morisita Community index value

Mpr = pvalue associated with Morisita index

The resulting pattern is indicated for each analysis (global analysis, by landscape class, by species class or with both partitioning), for the first two axis of the redundancy analysis.

B. Correlation between the RDA axis (first two axis) and the environmental variables at each environmental grain

ESM 5. Variation partitioning : comparison between two spatial models : Principal Coordinates of Neighbor Matrices (PCNM) and Trend Surface Analysis (TSA)

Although we observe similar patterns, PCNM give more importance to the geographical component and less to the environmental part.

ESM 6. Variation partitioning per landscape and species class (% of explained variation)

A. Partitioning per landscape

The geographical part decreases from open to wooded landscapes : the geographical part has a stronger effect than the environmental part in open landscapes (mass effect process) whereas the environmental part dominates in wooded landscapes (species sorting process).

B. Partitioning per species

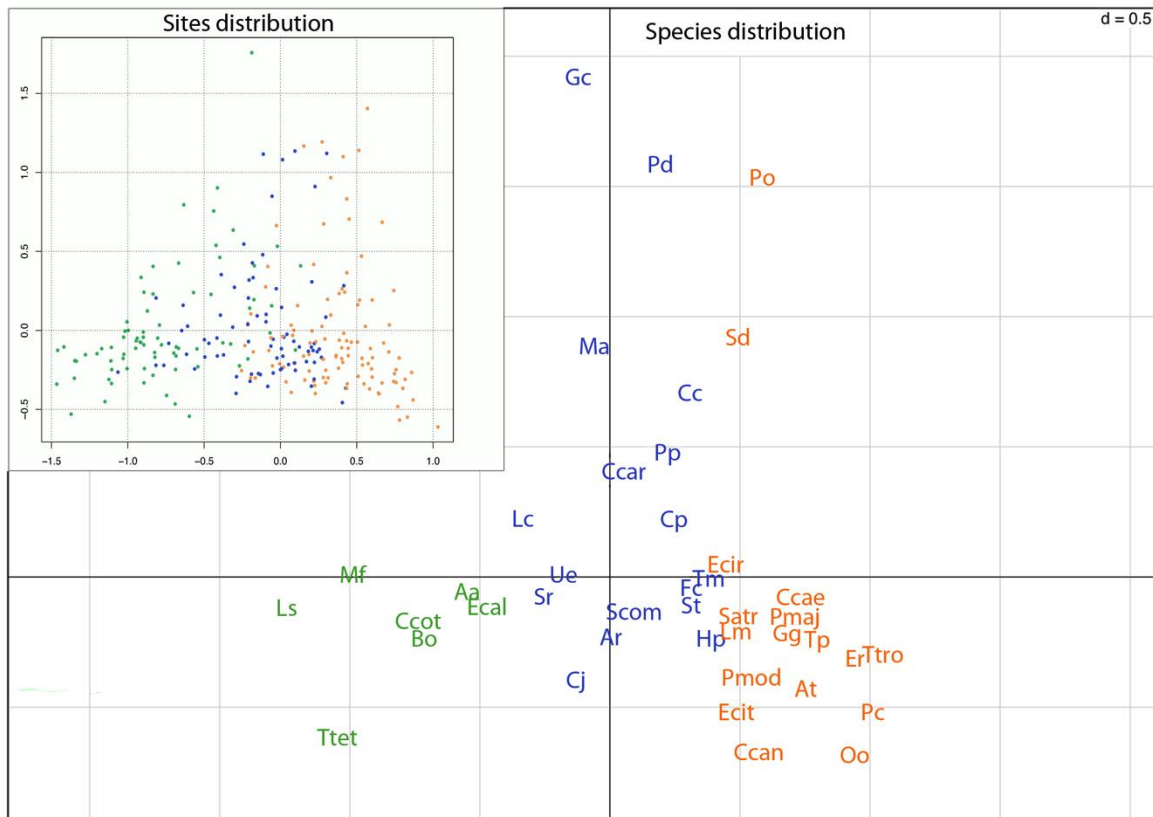
Openland species appear more dependant of dispersal than species of wooded area, but environmental effect are dominant for each species classes.

ESM 7. Variation partitioning per species group and landscape type simultaneously

By partitioning by species and landscapes classes simultaneously, we can observe strong differences of patterns between species and landscape types, but the percentage of explained variation decreases due to the loss of statistical power.

ESM 1.

Species and sites distribution along the first two axis of the correspondence analysis



Group 1: Open-land species

Abbreviation	Latin name	English name
Aa	<i>Alauda arvensis</i>	Eurasian skylark
Bo	<i>Burhinus oedicephalus</i>	stone curlew
Ccot	<i>Coturnix coturnix</i>	common quail
Ecal	<i>Emberiza calandra</i>	corn bunting
Ls	<i>Luscinia svecica</i>	bluethroat
Mf	<i>Motacilla flava</i>	yellow wagtail
Ttet	<i>Tetrax tetrax</i>	little bustard

Group 2: Intermediate species

Abbreviation	Latin name	English name
Ar	<i>Alectoris rufa</i>	red legged partridge
Ccar	<i>Carduelis carduelis</i>	European goldfinch
Cc	<i>Chloris chloris</i>	European greenfinch
Cj	<i>Cisticola juncidis</i>	fantail warbler
Cp	<i>Columba palumbus</i>	common wood pigeon
Fc	<i>Fringilla coelebs</i>	common chaffinch
Gc	<i>Galerida cristata</i>	crested Lark
Hp	<i>Hippolais polyglotta</i>	melodious warbler
Lc	<i>Linaria cannabina</i>	common linnet
Ma	<i>Motacilla alba</i>	white wagtail
Pd	<i>Passer domesticus</i>	house sparrow
Pp	<i>Pica pica</i>	Eurasian magpie
Sr	<i>Saxicola rubicola</i>	European stonechat
St	<i>Streptopelia turtur</i>	European turtle dove
Scom	<i>Sylvia communis</i>	common whitethroat
Tm	<i>Turdus merula</i>	Eurasian blackbird
Ue	<i>Upupa epops</i>	Eurasian hoopoe

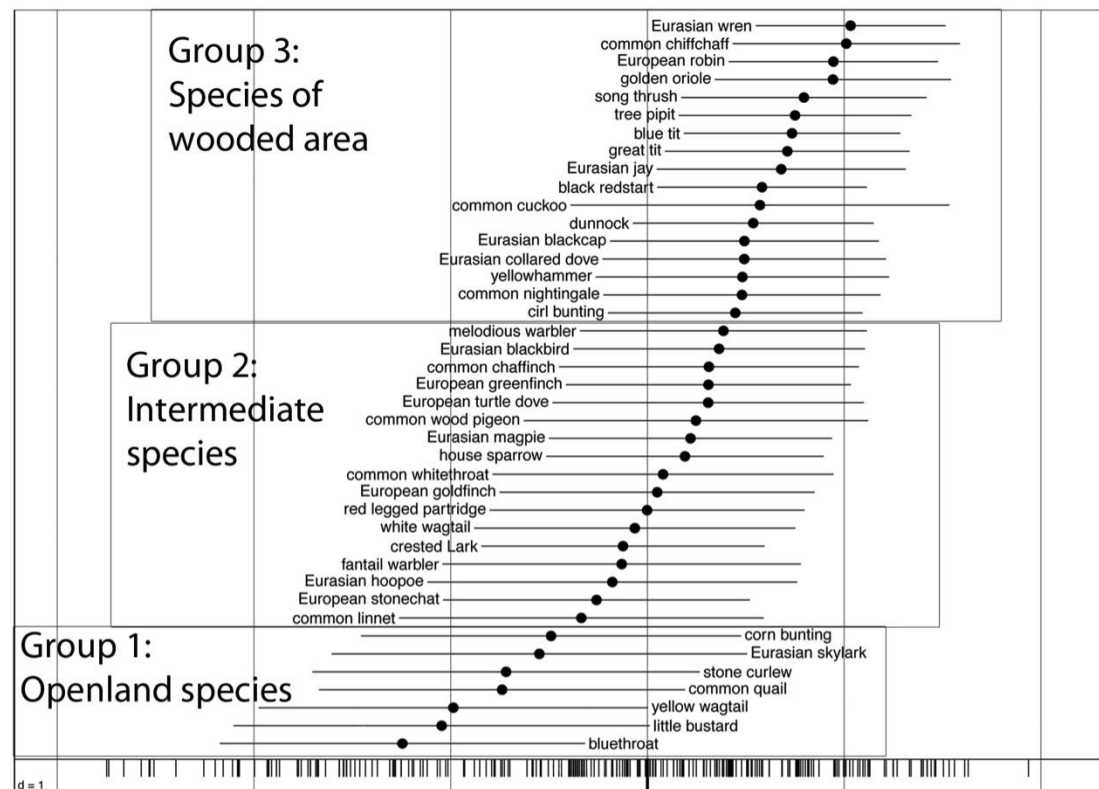
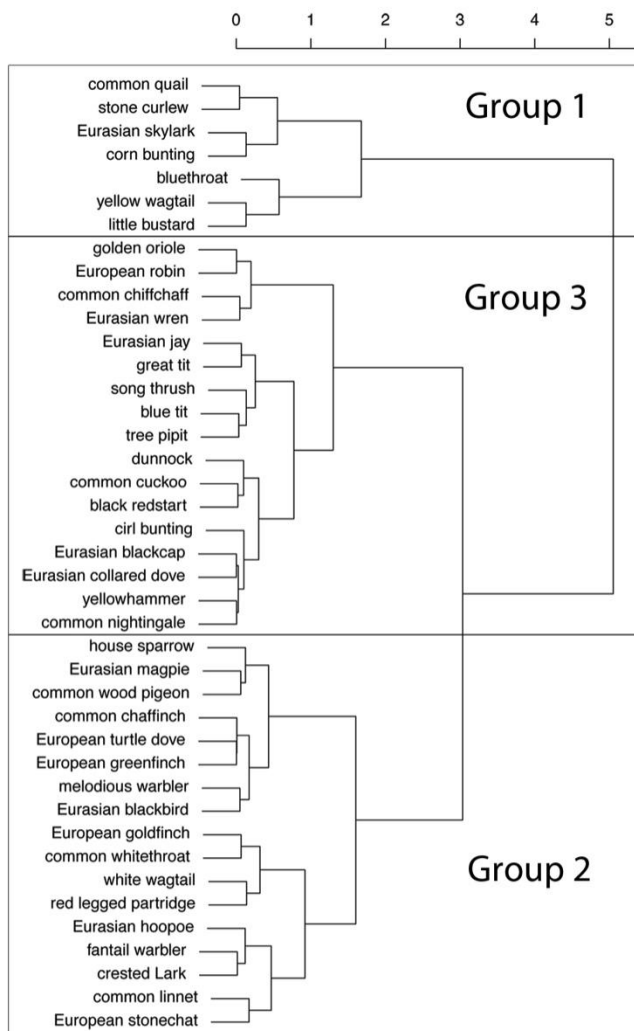
Group 3: Species of wooded areas

Abbreviation	Latin name	English name
At	<i>Anthus trivialis</i>	tree pipit
Ccan	<i>Cuculus canorus</i>	common cuckoo
Ccae	<i>Cyanistes caeruleus</i>	blue tit
Ecir	<i>Emberiza ciris</i>	chiffchaff
Ecit	<i>Emberiza citrinella</i>	yellowhammer
Er	<i>Erithacus rubecula</i>	European robin
Gg	<i>Garrulus glandarius</i>	Eurasian jay
Lm	<i>Luscinia megarhynchos</i>	common nightingale
Oo	<i>Oriolus oriolus</i>	golden oriole
Pmaj	<i>Parus major</i>	great tit
Po	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	black redstart
Pc	<i>Phylloscopus collybita</i>	common chiffchaff
Pmod	<i>Prunella modularis</i>	dunnock
Sd	<i>Streptopelia decussata</i>	Eurasian collared dove
Satr	<i>Sylvia atricapilla</i>	Eurasian blackcap
Ttro	<i>Troglodytes troglodytes</i>	Eurasian wren
Tp	<i>Turdus philomelos</i>	song thrush

Legend

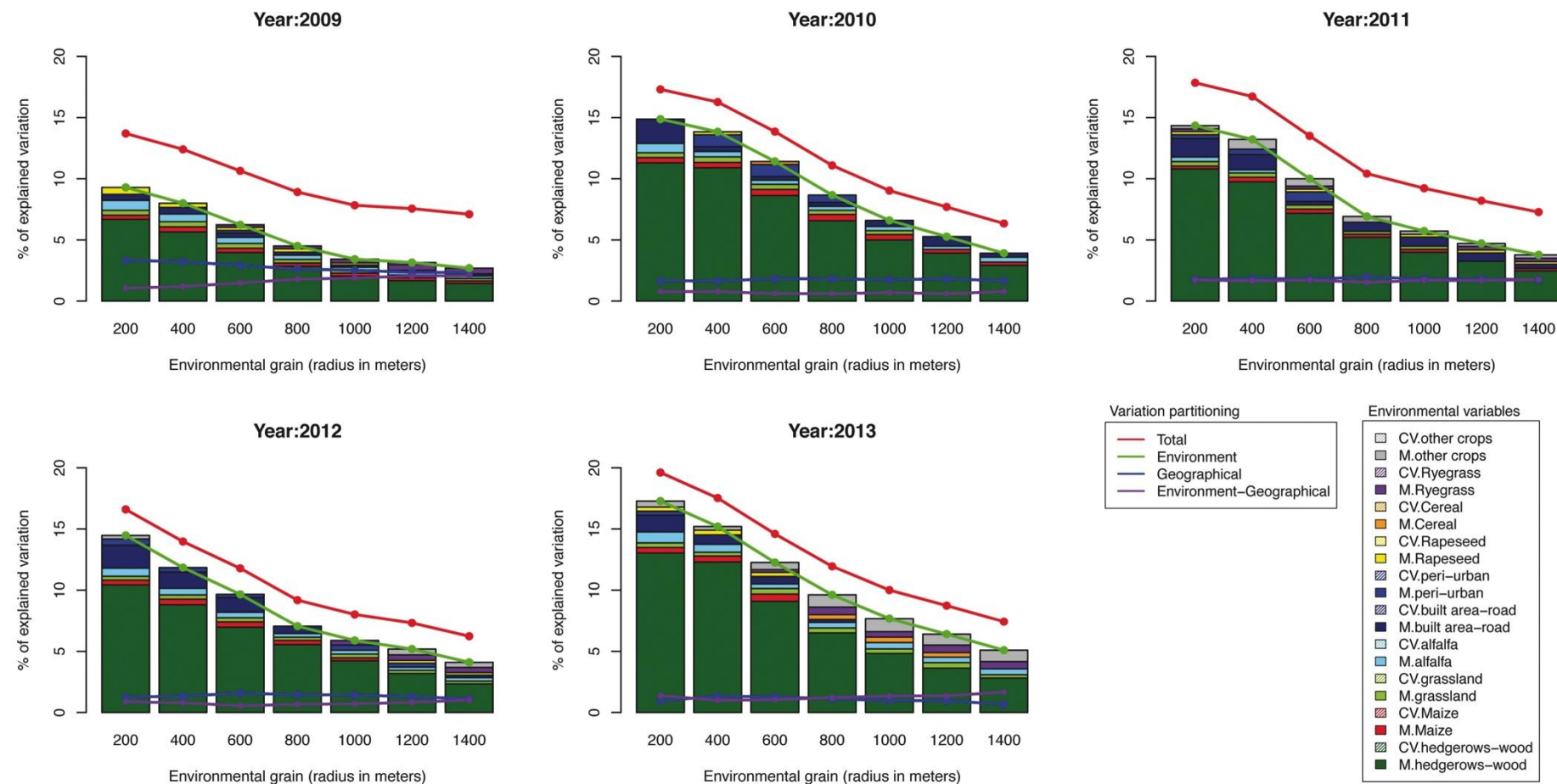
- Wooded sites
- Intermediate sites
- Open sites

ESM 2.



Pearson correlation with the gradient of wooded components : 0.87
 Pearson correlation with the species richness gradient : 0.83

ESM 3.



ESM 4.

A.

	GLOBAL		PARTITIONING PER LANDSCAPE						PARTITIONING PER SPECIES GROUP					
	Axis 1	Axis 2	Open Land		Intermediate landscape		Wooded landscape		Open Land species		Intermediate species		Species of wooded area	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Abs	5369	5992	1118	1366	1546	1494	1979	1995	675	412	1920	1926	1922	1708
Apr	<0.0001	<0.01	<0.001	0.66	0.26	<0.01	<0.01	<0.01	0.096	<0.01	0.13	<0.05	0.56	<0.001
MA	6244.8	6294.5	1380.6	1397.7	1611.7	1629.3	2112.8	2149.5	578.9	575.5	2096.9	2156.9	1965.3	1970.7
SA	97.1	93.5	78.8	70.9	58.2	50.4	51.6	47.5	57.6	56.5	115.8	115.1	73.5	71.6
Re	332928	173173	42082	33985	33934	34599	56776	43288	11148	2768	49887	34184	36111	89856
Rpr	<0.05	<0.0001	0.23	<0.0001	<0.0001	<0.01	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.49	<0.0001	<0.05	0.059	<0.01
MR	207570	52662	32604	14086	11539	18081	17199	11943	1776.8	6908.9	11236	14428	16611	35598
SR	60236	23440	7950	4611.8	3753.1	6184.2	6042.8	5058.8	1812.7	5932.9	6180.3	8775.2	10354	18241
M	2.41	18.91	3.22	3.15	3.43	3.47	4.54	5.63	5.71	4.67	7.75	13.44	4.97	2.26
Mpr	<0.001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.05	0.057	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.05
	CLEMENTSIAN	CLEMENTSIAN	CLEMENTSIAN	RANDOM	RANDOM	CLEMENTSIAN	CLEMENTSIAN	CLEMENTSIAN	RANDOM	QUASI NESTED	RANDOM	CLEMENTSIAN	RANDOM	CLEMENTSIAN

	PARTITIONING PER SPECIES GROUP PER LANDSCAPE																	
	OpS/OpL		OpS/InL		OpS/WoL		InS/OpL		InS/InL		InS/WoL		WoS/OpL		WoS/InL		WoS/WoL	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Abs	142	69	139	120	221	117	556	576	508	478	587	608	74	99	579	665	891	690
Apr	0.13	<0.0001	0.98	0.052	0.33	<0.0001	0.79	0.71	0.46	<0.05	<0.01	<0.01	0.46	0.98	0.66	0.090	0.059	<0.0001
MA	126.2	138.9	138.7	148.2	257.7	263.4	545.7	562.5	532.5	545.2	699.9	734.3	99.1	98.6	594.4	606.6	840.2	858.0
SA	10.5	10.3	13.9	14.6	37.7	34.4	38.8	36.2	32.9	33.5	40.6	40.4	33.7	15.7	35.3	34.5	26.9	24.9
Re	1319	218	1446	434	5448	1178	15054	14030	4380	4068	9407	6097	1875	1742	15396	11695	5783	4509
Rpr	<0.01	0.41	<0.0001	0.87	<0.05	0.31	<0.05	<0.01	0.20	0.18	<0.001	<0.0001	<0.001	0.075	<0.01	0.060	<0.0001	0.34
MR	326.4	729.5	193.4	510.5	2536.6	2852.6	7622.0	6863.5	2648.5	2338.1	3249.5	1135.6	938.2	1075.2	7455.0	6698.3	1536.4	7787.2
SR	303.1	615.9	304.2	480.6	1444.2	1652.0	2965.1	2631.4	1356.2	1275.3	1710.5	949.3	270.7	374.2	3030.7	2653.5	880.2	3408.1
M	3.52	0	0	2.68	0	5.67	2.97	2.00	7.50	1.58	5.45	9.26	2.51	1.61	3.10	1.81	2.46	7.06
Mpr	0.11	0.32	0.33	0.17	0.25	<0.01	<0.0001	0.013	0	0.18	<0.0001	<0.0001	<0.001	0.061	<0.0001	0.028	<0.05	<0.0001
	RANDOM	QUASI NESTED	RANDOM	RANDOM	RANDOM	QUASI NESTED	RANDOM	RANDOM	RANDOM	GLEASONIAN	CLEMENTSIAN	CLEMENTSIAN	RANDOM	RANDOM	RANDOM	RANDOM	RANDOM	QUASI NESTED

Species groups

OpS=Open land species

InS=Intermediate species

WoS=Species of wooded area

Landscape groups

OpL=Open landscapes

InL=Intermediate landscapes

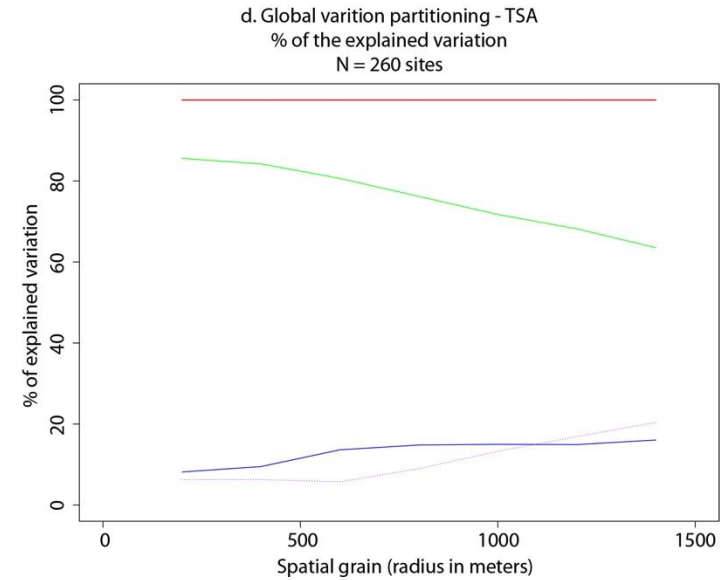
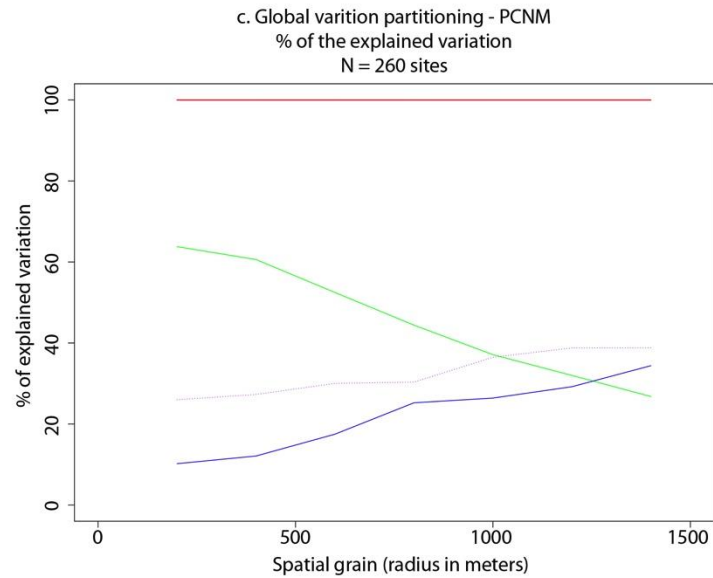
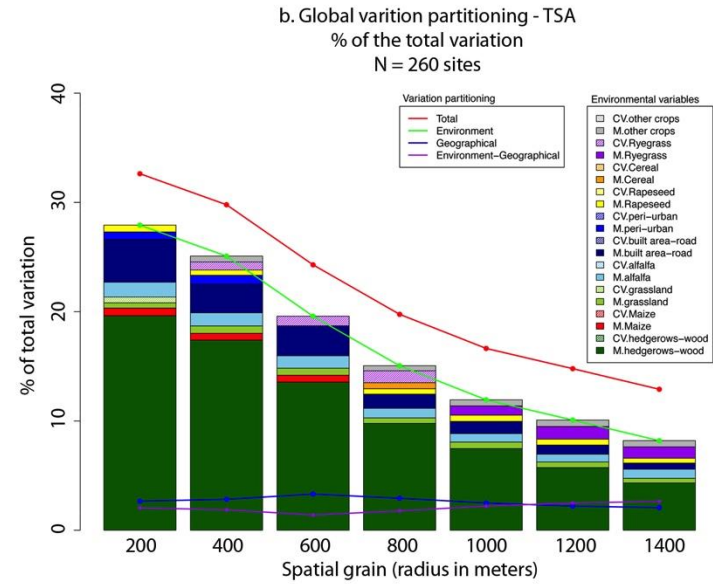
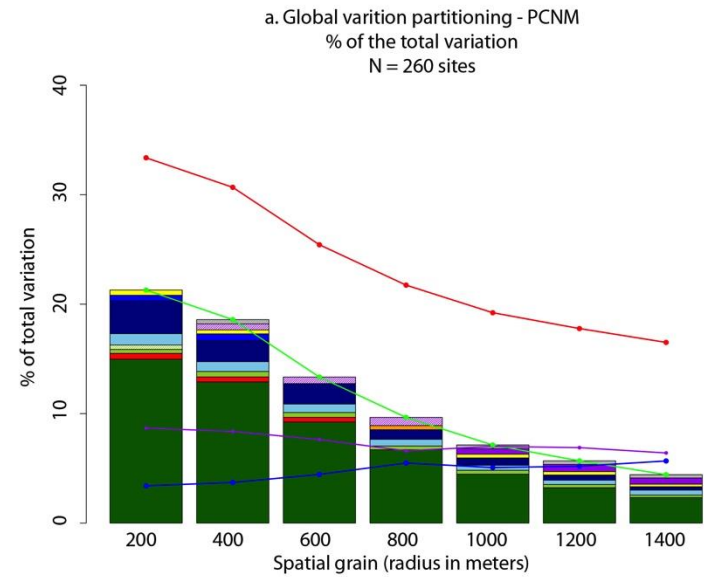
WoL=Wooded landscapes

B.

	Axis1						
	200m	400m	600m	800m	1000m	1200m	1400m
Hedgerow-ForestGradient	0.87	NA	NA	NA	NA	NA	NA
MHedgerow	0.74	0.72	0.64	0.57	0.51	0.45	0.4
MGrassland	0.36	0.41	0.42	0.41	0.4	0.38	0.34
MForest	0.32	0.31	0.23	0.17	0.15	0.13	0.12
MMaize	0.24	0.26	0.3	0.3	0.31	0.31	0.3
MVillage	0.24	0.28	0.24	0.23	0.23	0.21	0.18
MPeri.urban	0.14	0.26	0.25	0.22	0.23	0.23	0.2
CVGrassland	0.09	0.01	0.02	0.07	0.05	0.05	0.16
VCereal	0.07	-0.04	-0.01	-0.11	-0.12	-0.11	-0.05
CVPea-Flax-Bean	0.04	-0.01	0	-0.07	-0.1	-0.03	0.03
MRoad	0.03	0.13	0.14	0.11	0.14	0.12	0.11
CVMaize	0.03	0.02	-0.03	0.08	0.07	0.17	0.1
MPath	0.03	0.14	0.13	0.11	0.09	0.1	0.11
MPea-Flax-Bean	0.02	-0.01	-0.01	0	0.01	0	0.01
CVRyegrass	0	-0.01	-0.09	-0.1	-0.09	-0.07	-0.02
MAlfalfa	-0.01	-0.05	-0.09	-0.13	-0.15	-0.18	-0.21
CVOther.crops	-0.03	0.12	0.1	0.11	0.11	0.1	0.05
MRyegrass	-0.03	-0.05	-0.05	-0.05	-0.06	-0.06	-0.04
MOther.crops	-0.07	-0.14	-0.13	-0.13	-0.15	-0.14	-0.13
CVAlfalfa	-0.1	-0.14	-0.01	-0.03	0.05	0.07	-0.07
CVSunflower	-0.17	-0.09	-0.03	-0.07	-0.02	-0.14	-0.18
CVRapeseed	-0.23	-0.21	-0.22	-0.11	-0.08	-0.09	-0.08
MRapeseed	-0.26	-0.31	-0.33	-0.33	-0.32	-0.31	-0.29
MSunflower	-0.26	-0.28	-0.27	-0.26	-0.29	-0.29	-0.27
MCereal	-0.31	-0.41	-0.44	-0.44	-0.43	-0.41	-0.38

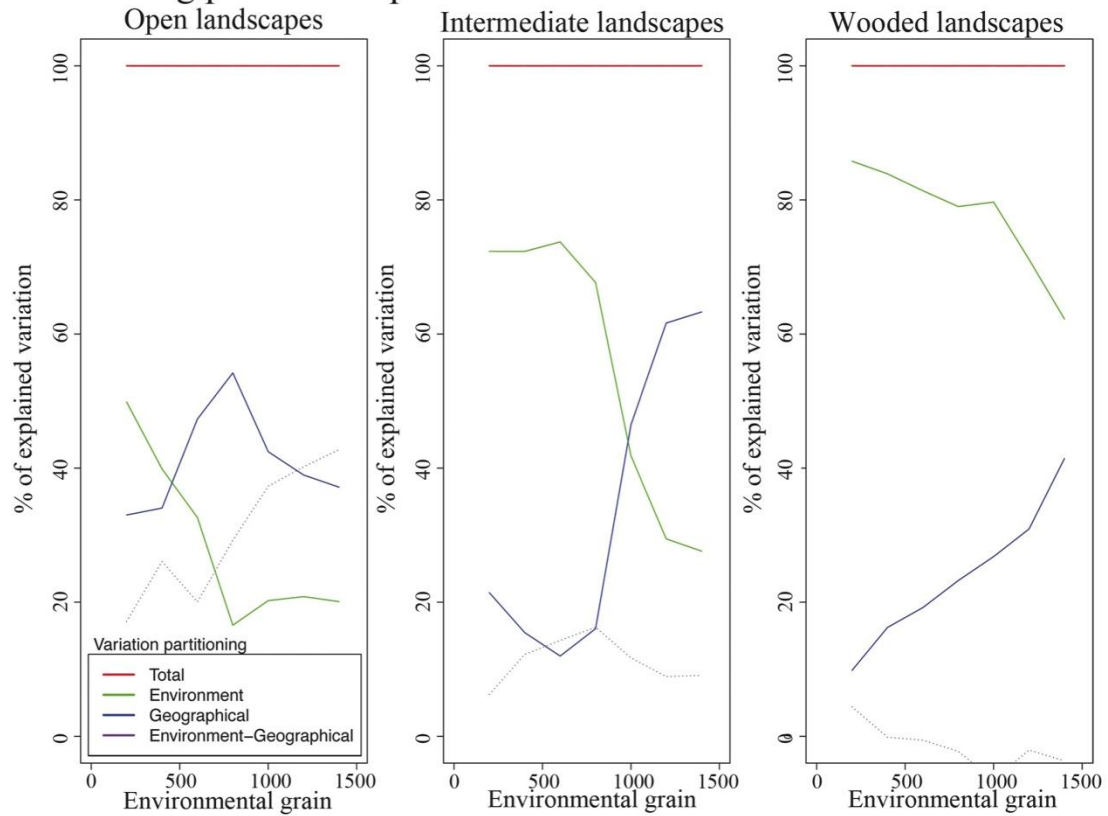
	Axis2						
	200m	400m	600m	800m	1000m	1200m	1400m
MVillage	0.49	0.43	0.42	0.33	0.27	0.23	0.21
MPeri.urban	0.32	0.37	0.38	0.32	0.27	0.24	0.21
MRoad	0.22	0.32	0.36	0.37	0.31	0.27	0.25
MOther.crops	0.13	0.12	0.16	0.16	0.2	0.22	0.22
CVGrassland	0.13	0.03	0.01	0.07	0.04	0.05	0.06
MPea-Flax-Bean	0.09	0.11	0.15	0.16	0.16	0.18	0.2
CVOther.crops	0.09	-0.1	0.17	0.03	0.07	0.09	0.12
CVPea-Flax-Bean	0.08	0.05	0.03	0.03	0.04	0.1	0.1
MMaize	0.02	0.03	0.04	0.05	0.05	0.05	0.05
MSunflower	0	-0.03	-0.05	-0.04	-0.04	-0.07	-0.07
MCereal	0	-0.03	-0.03	-0.02	0	0.01	0.01
MRapeseed	-0.02	-0.04	-0.05	-0.07	-0.08	-0.07	-0.07
CVRapeseed	-0.03	-0.06	-0.06	-0.06	-0.09	-0.06	-0.01
CVAlfalfa	-0.04	-0.06	0.01	-0.02	0.05	0.08	-0.13
MGrassland	-0.05	-0.05	-0.07	-0.08	-0.06	-0.05	-0.03
CVMaize	-0.07	-0.03	0	0.05	0	0.1	0.02
Hedgerow-ForestGradient	-0.07	NA	NA	NA	NA	NA	NA
CVSunflower	-0.08	-0.08	-0.01	0.02	-0.02	-0.11	-0.12
VCereal	-0.1	-0.06	-0.01	-0.05	-0.01	-0.05	-0.02
MPath	-0.11	-0.12	-0.1	-0.11	-0.1	-0.08	-0.07
MHedgerow	-0.11	-0.07	-0.11	-0.1	-0.11	-0.12	-0.12
MRyegrass	-0.12	-0.13	-0.11	-0.08	-0.06	-0.05	-0.05
MAlfalfa	-0.14	-0.16	-0.19	-0.21	-0.22	-0.23	-0.25
CVRyegrass	-0.15	-0.16	-0.11	-0.07	0.05	0.01	0.06
MForest	-0.16	-0.12	-0.12	-0.1	-0.08	-0.06	-0.05

ESM 5.

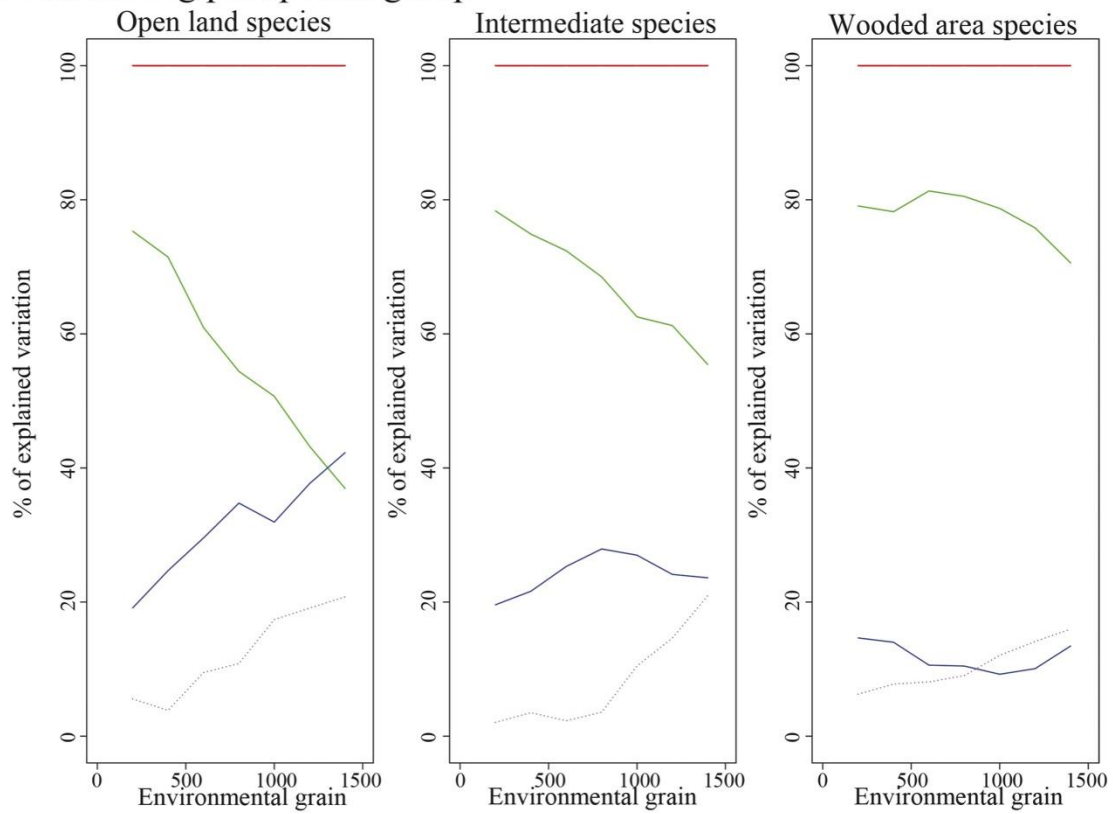


ESM 6.

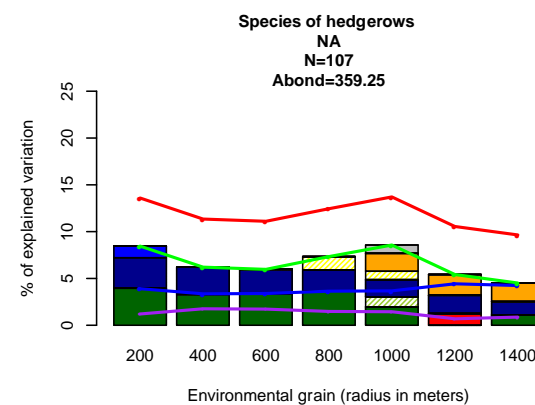
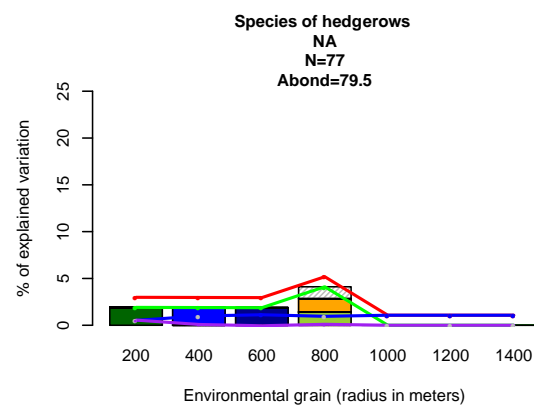
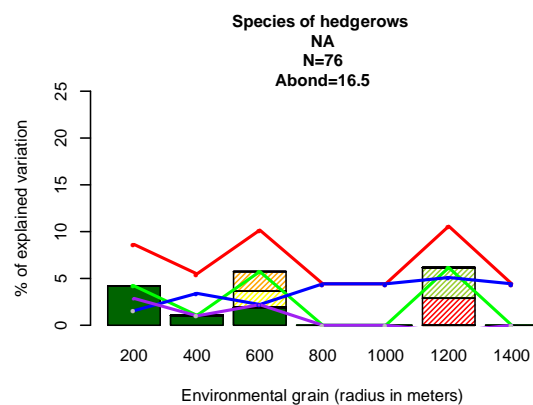
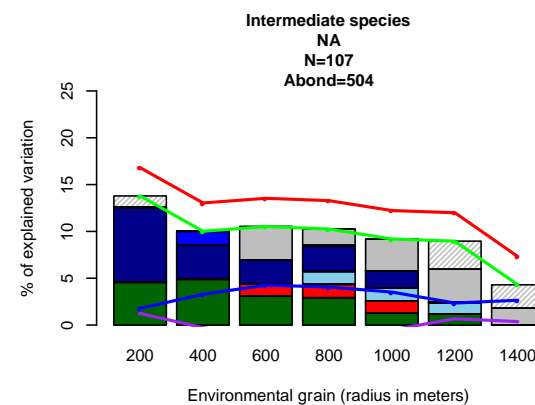
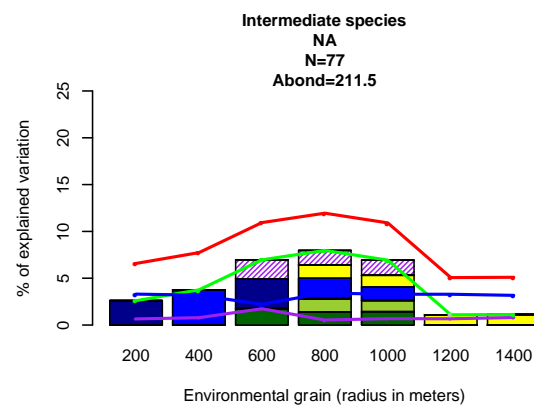
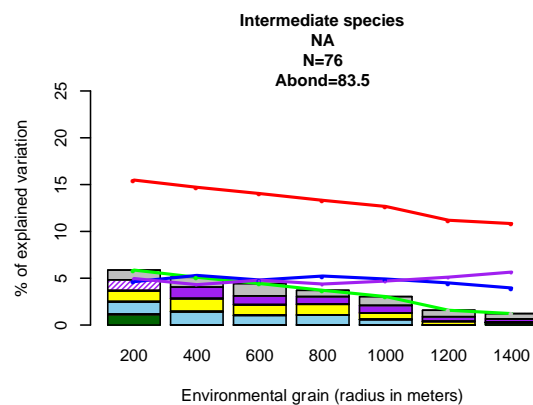
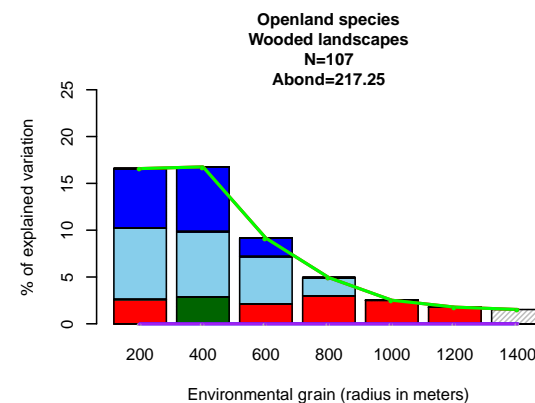
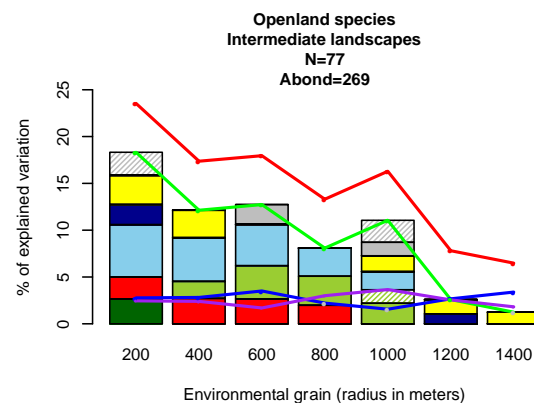
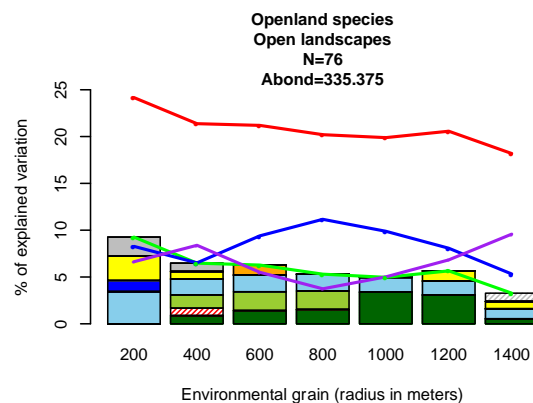
A. Partitioning per Landscape



B. Partitioning per species group



ESM 7.



PARTIE 2

Avant-Propos et résumé du chapitre II :

Nous avons montré dans le chapitre 1 que les communautés d'oiseaux en milieu agricole étaient très structurées par l'environnement et des processus de dispersion. Nous chercherons donc dans ce chapitre à préciser le rôle joué par l'environnement. Nombreuses études pointent les effets négatifs de l'intensification agricole sur la biodiversité. Parmi les hypothèses émises, la perte d'hétérogénéité des paysages agricoles est souvent désignée comme un facteur négatif affectant la richesse des communautés. Cependant les résultats divergent selon les études ou les taxons étudiés et pourraient être dépendant d'autres facteurs comme la proportion d'élément semi-naturels du milieu.

Cette seconde partie aura donc pour objectif d'évaluer l'effet de l'hétérogénéité des paysages sur les communautés d'oiseaux en milieu agricole intensif en se focalisant notamment sur un aspect moins étudié de l'hétérogénéité que constitue l'hétérogénéité des cultures. Nous chercherons à savoir si la composition et la configuration des cultures a un impact significatif sur la diversité des communautés et si cet effet est dépendant du contexte régional. Pour vérifier cela, une comparaison inter-site a été réalisée entre 8 régions d'études en Europe et au Canada, se distinguant fortement par leur proportion en éléments semi-naturels et leur degré d'intensification. Les composantes de composition et de configuration d'un paysage étant le plus souvent très corrélées, un design d'échantillonnage adapté a dû être mis en place pour décorréler ces composantes (tirage aléatoire sous contrôle de paysages selon ces 2 gradients).

Nos résultats montrent un effet positif de la diversité des cultures sur les composantes locales et régionales de la diversité (alpha et gamma), mais dépendant de la présence d'éléments boisés. Ainsi, la diversité à elle seule ne suffirait pas à augmenter la richesse spécifique des communautés en l'absence d'éléments semi-naturels comme les haies. Cet effet positif de la diversité des cultures va cependant dans le sens de l'hypothèse de « landscape complementation », qui suppose qu'une diversité des habitats bénéficierait d'une part aux spécialistes de ces différents habitats mais également aux espèces généralistes utilisant simultanément ou successivement divers habitats pour répondre à l'ensemble de leur besoins (comme par exemple pour nicher et s'alimenter). Ainsi l'hétérogénéité pourrait (jusqu'à une certaine limite) favoriser la diversité des espèces. En revanche et contrairement à d'autres études, nous ne montrons aucun effet de la configuration des cultures (représentée par la longueur linéaire de bords de champs). Etant donné que cette longueur linéaire de bordures est la plupart du temps fortement corrélée à la proportion d'éléments semi-naturels dans le paysage, nous émettons l'hypothèse que cet effet configuration détecté dans certaines études pourrait en réalité cacher un effet des éléments semi-naturels (comme les haies). Ces deux variables étant la plupart du temps difficile à décorréler, une prise en compte insuffisante de ce facteur dans les modèles (résultant souvent d'un manque d'informations ou de précisions dans les données) pourrait conduire à une mauvaise interprétation des résultats. Nous insistons donc sur la nécessité de considérer ces paramètres dans les études portant sur l'effet de l'hétérogénéité et de mettre en place si possible un design d'échantillonnage adapté en amont pour contrôler au mieux ces diverses corrélations. Finalement, aucun effet d'interaction entre les variables d'hétérogénéité et le niveau global d'intensification n'a pu être mis en évidence.

Nous concluons sur l'importance de maintenir une hétérogénéité suffisante des paysages agricoles pour favoriser la biodiversité, mais sans pour autant négliger la conservation des espaces semi-naturels, nécessaires à cette diversité.

Landscape heterogeneity interacts with intensification of agriculture in determining the fate of farmland bird communities

Laura Henckel¹, Nicolas Mouquet², Batary Peter³, Baudry Jacques⁴, Balent Gerard⁵, Poulin Brigitte⁶, Brotons Luis⁷, Siriwardena Gavin⁸, Fahrig Lenore⁹, Sirami Clélia⁵, Martin Jean-Louis¹⁰ & Vincent Bretagnolle¹

1. Centre d'Études Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS & Université de La Rochelle, Villiers-en-Bois, France
2. Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM), UMR 5554 CNRS & Université de Montpellier, Montpellier, France
3. Agroecology group, University of Gottingen, Gottingen, Germany
4. Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes (OSUR), Rennes, France
5. Dynamiques et Écologie des paysages agriforestiers (DYNAFOR), UMR 1201, Toulouse, France
6. Tour du Valat, Arles, France
7. Centre Tecnologic Forestal de Catalunya (CTFC), Solsona, Spain
8. British Trust for Ornithology (BTO), Thetford, United Kingdom
9. Geomatics and Landscape Ecology Research Laboratory (GLEL), Carleton University, Ottawa, Canada
10. Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE), CNRS UMR 5175, Montpellier, France

INTRODUCTION

Many studies have reported “how” agricultural intensification has caused major changes in farmland landscapes, resulting in local extinctions and global decrease of biodiversity at continental scale, with entire guilds of wild fauna and flora being currently threatened by agricultural intensification (Krebs *et al.*, 1999, Stoate *et al.*, 2001, Belfrage, Björklund & Salomonsson, 2015, Shunderland & Samu, 2000, Weibull, Bengtsson & Nohlgren, 2000). However, “why” agriculture intensification has led to such devastating outcomes is much less clear, because agriculture intensification uncover a multifaceted pattern resulting from different processes interacting at field up to regional scales (Tscharntke *et al.*, 2005). From local to regional scales, such processes include an increase in the use of chemical inputs (fertilization or pesticides) and mechanization in practices, an homogenization of crops (species but also genotypes: Rahmann, 2011), a shortening of crop rotations, an increase in field size (through farmers decrease in numbers) and the clearance of entire landscape components, such as hedgerows, grassy strips and permanent grasslands (Tscharntke *et al.*, 2005). Disentangling which, either local or landscape process, produce biodiversity patterns remains puzzling, because teasing out the effects of multiple potentially related variables using empirical data and correlative approach is notoriously difficult (Tscharntke *et al.* 2012).

One aspect merits particular attention, because it was identified as a main driver of biodiversity loss, and because it may be an important leverage for mitigating the negative effects of agricultural intensification on biodiversity: landscape heterogeneity (Benton *et al.* 2003). The latter author suggested a positive relationship between habitat diversity and species diversity, particularly in farmland landscapes, and concluded that loss of biodiversity resulted mainly from loss of landscape heterogeneity. In other words, diversified landscapes shelter enhanced gamma (overall) regional diversity. The improvement may result from specialists species inhabiting each habitat type, or from species having different requirements in term of habitats in space (eg. for nesting and hunting) or in time (eg. change of diet across seasons) resulting from landscape complementation effect (see Fahrig *et al.* 2011). Measuring (and defining) landscape heterogeneity is however uneasy; in farmland landscapes, it results from green infrastructure presence and distribution, interacting with configuration and composition of crops (Farhig *et al.* 2011), the resulting effect depending on the scale of the process (and thus, analysis). Most studies so far, have considered landscape heterogeneity as the percentage of semi-natural habitats, and did not take into account any other kind of landscape complexity, in particular crop heterogeneity, with a few of them having attempted to disentangle these different sources of heterogeneity (such as composition, configuration and connectivity; see Hiron *et al.*, 2015). However crop diversity constitute an important source of heterogeneity in agro-ecosystems, both at spatial (diversity of crop and agricultural practices) and temporal scales (crop rotation). Moreover some studies have shown an important effect of crop diversity acting as landscape complementation effect on biodiversity (Miguet, Gaucherel & Bretagnolle, 2013 on skylark; Kragten, 2011 on yellow wagtail). An effect of configurational heterogeneity has also be shown in other studies, probably due to an easier access to field boundary habitats (Fahrig *et al.* 2015).

Globally, a positive effect of landscape heterogeneity on biodiversity has been found in many taxa : butterflies (Weibull *et al.*, 2000), birds (Berg *et al.*, 2015) or plants (Belfrage, Björklund & Salomonsson, 2015), but not for all (i.e. Chapman, 2014 on carabids). Even negative effects of landscape heterogeneity have been found in some particular cases (Hiron *et al.*, 2015 on birds). These different tendencies can be unified

when considering that relationships between biodiversity and heterogeneity may be non-linear. For instance, Concepcion *et al.* (2008), proposed a biodiversity sigmoidal response to landscape heterogeneity, with a threshold below which biodiversity does not increase and saturation at high level of landscape heterogeneity. Alternatively, Allouche *et al.* (2012) proposed a quadratic response with a positive effect until an intermediate level of heterogeneity and a negative effect past this level where patch size becomes too small increasing the probability of stochastic extinction. In farmland landscapes, the relationship between habitat heterogeneity and biodiversity may thus depend on the regional level of agricultural intensification; however, very few empirical tests have been performed so far, and such formalism is currently conceptual rather than evidence based, despite Batary *et al.* (2011) found that less intensive agricultural practices had higher biodiversity impact in simple landscapes. Other studies found a stronger effect of what in complex landscapes (Duelli & Obrist, 2003), or no interaction at all (Winqvist *et al.*, 2011).

Here we use the farmland bird community assemblage to identify to which extant, and which parameter of landscape heterogeneity predicts bird diversity patterns. Birds are good indicators of ecosystem functioning and biodiversity (Hambler, Henderson and Speight, 2011 ; Larsen *et al.*, 2012), they strongly respond to landscape changes (Devictor & Jiguet, 2007, Gil-Tena *et al.*, 2015) and many farmland bird specialists are currently threatened by agriculture intensification and landscape homogenization (Krebs *et al.*, 1999 ; Fuller *et al.*, 1995, Newton, 2004). Using eight study sites as replicates in order to assess the genericity of patterns, each with a dedicated study design which disentangles crop composition and configuration effects (see Farhig *et al.* 2011), we aim at deciphering the relative roles of these two components of crop heterogeneity on nested levels of diversity (alpha, beta and gamma diversity). First, acknowledging the major role of wooded components, we investigate whether the effect is region specific, and also analyze whether other landscape elements, such as semi-natural elements, additionally impact bird assemblages. Then, we test whether landscape heterogeneity components further affect farmland bird diversity patterns, once accounted for wooded components effects, and check again whether these effects are region specific. Finally, since the percent of semi natural elements at landscape scale is affected by agricultural intensification at the regional level, we use our eight study sites as a gradient of intensification level, and investigate to which extent the relationship between landscape heterogeneity and biodiversity may be affected by regional agricultural intensification. Our analyses are based on an exceptional data set of 339 local bird communities (at 1 km² scale), among eight different regions in Europe and Canada, chosen along a gradient of agricultural intensification (with the yield of wheat as a proxy), differing strongly and independently by their proportion of semi-natural elements (woods and hedgerows). Landscapes of 1km² were selected in the eight regions by semi experimental design to manipulate independently crop heterogeneity components at landscape scale (composition and configuration) while controlling for semi natural elements.

MATERIAL & METHODS

Study regions

The study has been conducted in 8 study sites in Europe and Canada (see Fig. 1a): Ottawa (Canada), Lleida (Catalonia, Spain), Goettingen (Niedersachsen, Germany), East Anglia (UK), Camargue (Provence-Alpes-Cote-d'Azur, France), and three Long Term Ecological Research (LTER) sites, i.e. Coteaux de Gascogne (Midi-Pyrenees, France),

LTER Zone Atelier “Pleine Fougères” (Brittany, France), and LTER Zone Atelier “Plaine & Val de Sèvre” (PVDS) (Poitou-Charente, France). All these study sites strongly differ by their landscapes characteristics. Coteaux de Gascogne and Pleine Fougère are characterized by crop-livestock farming, and thus harbor more grassland and hedgerows. Conversely, LTER Plaine & Val de Sèvre, Goettingen and East Anglia are more specialized in cereal production. The Camargue site is characterized by its water areas and the rice as the dominant crop. Finally, Ottawa site is specialized in soybean and corn production.

Since wooded component (hedgerows as well as small forest fragments) are known to have a very strong structuring effect on farmland bird communities (Hinsley & Bellamy, 2000, Fuller, Trevelyan & Hudson 1997, Henckel *et al.* in review), each region was classified along a gradient of % wooded area per landscape (see ESM2). We used precisely recorded land use for each sampled landscapes (see landscape selection below). We assumed that hedgerows had similar effect as small wooded fragments, and thus defined a buffer area of 100 m around hedgerows (linear component) and add this area to the forest area. The width of the buffer area corresponds to an estimated range of hedgerows avoidance by open land specialists (see Besnard & Secondi, 2014 for grassland passerines, Miguët *et al.*, 2013 for skylark, Mason & MacDonald, 2000 for corn bunting). Wooded area was computed at the scale of the micro-landscapes (1km²) and so wooded gradient extends from 0 to almost 100% of wooded area (included buffer area) per micro-landscape.

Intensification level was qualified at a larger spatial scale, since it was not available for each region. For the European sites, data were obtained from Eurostat (NUTS 2 & 3), while for Ottawa we used the data from the ministry of agriculture, food and rural affairs for Ontario region and the FAO data for Canada. We used the mean amount of nitrogen input as a proxy of agricultural intensification (we however provide in ESM3 an analysis using several other metrics).

Micro-landscape selection protocol

For each region, micro-landscapes of 1 km² were selected following a common protocol (see Fig.1b for PVDS region) so as to have composition and configuration components uncorrelated statistically (Pasher *et al.*, 2013; see Fig 2a). The 1 km² scale was chosen based on previous studies which have shown that many taxa strongly respond to landscape characteristics at this grain size, including birds (Fahrig *et al.*, 2015; Siriwardena *et al.*, 2012) as well as some ecosystems services such as pest control (Rusch *et al.*, 2013). Pasher *et al.* (2013) also showed that the heterogeneity variability between landscapes (coefficient of variation) decrease when increasing the grain size for composition and configuration metrics. So 1km² constitute an appropriate spatial scale that allows to have enough repetitions in an area, with few correlation between landscapes (no overlap) and important variation of composition between landscapes.

For each region, land use was characterized based on satellite image or aerial photography (Ottawa, East Anglia, Coteaux de Gascogne, Pleine Fougère) or ground reconnaissance (Lleida, Camargue, PVDS). As field work had to begin early in the season (before spring crop sowing), we used the land cover of the preceding year for landscape selection. Compositional heterogeneity was defined based on the Shannon index of crops (see ESM 3 for crop categories details) and configurational heterogeneity as the total linear length of field borders (see Fig. 3). Crop types were grouped in functional categories (see Fahrig *et al.*, 2011), according to expert opinion and based on crop phenology and characteristics. We kept 11 crop categories from the 24 initial crop types

(see ESM 3). Shannon diversity was then computed on these categories, and linear field border was calculated as the total linear length of field border in the micro-landscape, thus including both crop-crop as well as crop-non crop field borders (non crop-non crop borders were excluded from calculation, see Fig. 3).

Landscapes were randomly sampled using a moving window on the whole study area in a way to minimize correlations between the two gradients, and to avoid landscapes with more than 30 % of non-crop habitat. In total 339 landscapes were sampled among the 8 regions (92 in Ottawa (2011 and 2012), 32 in Goettingen (2013), 60 in East Anglia (2012 and 2013), 30 in Pleine Fougère (2013), 32 in Camargue (2013), 25 in Lleida (2013), 20 in Coteaux de Gascogne (2013) and 48 in PVDS (2013). For each selected landscape, ground reconnaissance was conducted during field work to know the precise land-use during the study period and check landscape configuration. Heterogeneity metrics were then recalculated based on these checked data. The resulting correlations between the two gradients (after recalculation) were low for most of the site but reach 0.48 for Ontario, see Fig 2b.

Bird census data

Birds were surveyed using 10 min point counts. Four point counts per landscape were selected, distant at least of 200 m from each other (Fig. 1b). All individual birds were surveyed in a 100 m buffer around point count, and their behavior was noted (e.g. singing, flying, resting). Point counts were repeated twice during the breeding season in a way to identify both early and late migrants, and to account for detection probability, for most of the point count, except for some landscapes in Camargue (before rice fields were irrigated), in East Anglia in 2012 and in Ontario. For these three sites, bird surveys have been conducting during the maximum abundance peak, at the middle of the breeding period. To take into account these differences, maximum abundance of each species between the two sessions was used for the analysis. We excluded non-breeding species (e.g., Palearctic migrants or erratic large raptors), introduced species, and aquatic species to allow inter-site comparison (species almost exclusively present in Camargue; see ESM 4 for original list of bird species, and finally retained list). The original data set included 276 bird species and the analyzed data set, 148 species.

Statistical analysis

All analysis were conducted using R 3.2.0.

Descriptive analysis of the different study sites by canonical correlation analysis (CCorA)

As the different study regions strongly differed, we first computed a canonical correlation analysis (CCorA) to visualize the differences and similarities between sites. This descriptive analysis allows comparing the sites in regard to their species composition and environmental characteristics. This analysis further allows highlighting correlations between species distribution and environmental components. So particular sites can be identified, as well as the most influential species and environmental variables. This analysis was computed using the “CCorA” package in “vegan” library.

Analytical model of bird diversity in regard to environmental heterogeneity and agricultural intensification

All analysis were conducted at the micro-landscape scale (1km²). As four point counts per micro-landscape were selected, we calculated three metrics. First $\alpha_{\text{landscape}}$ diversity was defined as the mean α diversity among the four points. Then $\gamma_{\text{landscape}}$ diversity was computed as the total diversity at the micro-landscape scale, pooling together the four

points. Finally $\beta_{\text{landscape}}$ diversity was deducted from alpha and gamma by a simple multiplicative relationship: $\beta_{\text{landscape}} = \gamma_{\text{landscape}} / \alpha_{\text{landscape}}$. We then built different environmental models using these indices as response variable. Variable selection followed a stepwise procedure. The first model included only the two targeted variables depicting landscape heterogeneity, i.e. crop composition and configuration (Model 1a “Heterogeneity metrics”) and then in interaction with regional effect as fixed effect (Model 1b “Heterogeneity metrics-Region”). In parallel, we assessed the effects of semi-natural components (built area, wooded component, water, roads) on diversity in a separate model (Model 2a “semi-natural”) and we tested the potential interaction between semi-natural components and region (Model 2b “semi-natural-Region”). Then, significant semi-natural metrics (and their potential significant interaction with region) were added to the first model (Model 1a and Model 1b). The resulting models, model 3a “Semi-natural-heterogeneity” and 3b “Semi-natural-heterogeneity-region”, thus investigated a possible interaction term between both heterogeneity variables and region. Finally we tested all potential interactions (between the two heterogeneity metrics together, between heterogeneity metrics and region and between heterogeneity metrics and semi-natural components) in Model 4, the “Full model”. Next, we investigated the signification of the “region” effect, by replacing this term by explicit parameters such as longitude and latitude as simple effect, and the amount of nitrogen input (as a proxy of regional intensification) alone, and then in interaction with heterogeneity metrics and semi-natural component (Model 5 “Intensification”). Variable selection was computed at each step using the “dredge” function (package MuMIn). To estimate the effect of the different factors, we choose to keep all models with a delta AIC < 4, and then estimate the mean value by model averaging (full model), using the function “model.avg” of the MuMIn package.

RESULTS

Regional diversity and comparisons between regions

As expected, bird communities strongly differed between the 8 regions (Fig. 4), in particular two regions that differed by their species composition as well as their environmental variables: Ontario, with few species shared with other regions and also strong differences in landscape composition (with soybean and corn), and Camargue, with rice production as well as the presence of wetland species (*Cisticola juncidis*, *Cettia cetti*). By removing these two regions of the analysis (Fig. 4 b and 4 c), another distinctive region appears, Lleida, harboring specific species (eg. *Galerida cristata*, *Emberiza calambra*) and being characterized by olive and almond trees. Removing this region (Fig. 4 d) resulted in displaying 5 sites which appear globally similar, except for some species such as *Burhinus.oedicephalus* (see ESM 5 and fig 4d where we remove these points). Two regions, Armorique and Coteaux, were distinct in showing more wooded and grassland habitats.

Patterns of diversity partitioning

Strong differences of species richness were observed between the different regions, with Armorique showing the highest alpha diversity (with 8.4 species in average), followed by Coteaux (mean = 7.6 species), East Anglia (mean=6.4 species) and PVDS (mean = 6.2 species), see ESM 6a. Less differences were observed for beta diversity (ESM 6b), with the highest beta-diversity in Coteaux (mean=2.8 species) and the lowest in Armorique (mean=2.11 species). The highest gamma diversity at micro landscape level, was

observed in Coteaux (mean=20.5 species) followed by Armorique (mean=17.4) and the lowest in Lleida (mean=8.8 species), (ESM 6c).

Factors affecting gamma diversity

In the most simple model (Model 1a), considering only crop composition and configuration, we observed a strong positive influence of crop composition on gamma diversity ($F=33.33$; $P=1.85e-08$), but few effect of crop configuration ($F=4.49$; $P=0.035$). However when adding an interaction effect between both heterogeneity indices and region (Model 1b), a significant interaction between crop configuration and region appeared (but the effect of crop composition become not significant). The crop composition effect appeared globally positive for all regions (except Coteaux and Ontario) conversely to crop configuration where strong regional differences appeared (Fig. 5a). The second model tested the potential effect of various semi-natural components, and showed a strong positive effect of wood components ($F=82.96$, $P=< 2e-16$) and to a lesser extent a positive effect of built area ($F=6.26$, $P=0.013$). By testing in a second step the potential interactions with region (Model 2b), we found a strong interaction between the effect of wood and the region (Fig. 6a).

Therefore, the third step model incorporated the effect of wood, built area and the interaction between wood and region to the model with heterogeneity indices (Model 3a). Neither composition nor configuration significantly affected diversity patterns, and the interaction between heterogeneity indices and region also appeared non significant (Model 3b) (Fig.7a and 7b). Similarly no interaction was found between the two heterogeneity indices together, as well as between wood and heterogeneity indices (Model 4 and Table 1a and 1b). So to assess more specifically the regional effect, we replaced region by their characteristic in the model (longitude, latitude and the mean amount of nitrogen input as a proxy of intensification level), Model 5. We found a positive effect of longitude (highly significant), but no significant effect of latitude and nitrogen. But a negative interaction appeared between the nitrogen input and the crop composition (marginally significant). However a strong positive effect of crop composition appeared, as well as a positive interaction between crop composition and wooded components (see Fig. 8a and 8b) and Table 2a and 2b.

- Spatial beta-diversity intra-landscapes

Heterogeneity effects (Model 1a) on beta-diversity suggested that none affected diversity. However a significant interaction appeared between configuration and region (Model 1b), Fig. 5b. Indeed, slopes were close to 0 for composition effect, but important differences appeared between regions for configuration effect. No strong effect of semi-natural components was detected on beta-diversity, but since wood effect tended to be significant, we choose to keep this variable into further model (Model 2a). In the same way, we conserve the interaction effect between wood and region in the model (Model 2b) (nearly significant) as important differences in slopes and intercepts between regions appeared (Fig. 6b). By adding the heterogeneity effect in the model with wood we did not observe any effect of composition nor configuration. However there was an interaction between configuration and region (Model 4) (Fig. 7 c and d, and Table 1c and 1d). No interaction effect was observed between heterogeneity indices and wood (Model 4). In the final model (Model 5) (where region was replaced by longitude, latitude and nitrogen input), significant effects of latitude (negative) and longitude (positive) were observed (Table 3a and 3b). In addition, there was a significant negative effect of crop configuration, as well as a negative interaction between crop configuration and wood

(Fig. 9). No significant effect was observed for crop composition, neither any interaction effect with intensification level (amount of nitrogen).

- Local effect (alpha diversity)

As for gamma diversity, we first observe a stronger effect of composition than configuration (Model 1a) but a positive interaction appear between crop configuration and region (Model 1b) by adding this factor. We also observe a strong significant effect of wood component and to a lesser extent of built area (almost significant) and a positive interaction between wood and region (see ESM 7 for detail).

Crop composition and configuration effect do not appear significant in the full model, but crop composition (and the interaction with wood) appear significant in the intensification model (Fig. 10a). A negative interaction between crop composition and nitrogen input was also observed (Fig.10b and Table 4a and 4b). But contrary to the gamma model, we also observe a significant positive interaction between crop configuration and nitrogen input (Fig. 10c).

Discussion

Many studies detected either a positive effect of configurational heterogeneity on bird diversity (Fahrig *et al.*, 2015, Lindsay *et al.*, 2013) or a negative effect (Hiron *et al.* 2015). Here we failed to detect such effects of configuration on gamma diversity (but few effect on alpha and only in interaction with regional intensification level). The claimed positive effect of complex landscape configuration (e.g. Fahrig *et al.*, 2015), independent of the effect of semi-natural components, may actually result from hidden effect of semi-natural cover. Indeed, a precise mapping of semi-natural component is not always available and using a general metric such as the proportion of semi-natural or non crop habitat in the models may not always be sufficient to control for this parameter, as all types of semi-natural areas are not functionally equivalent. In our case we observed a strong positive effect of wooded component on the diversity of bird community, associated in some models to a positive effect of built area. The strongly structuring effect of wood for farmland birds communities have been largely demonstrated by numerous studies so far (e.g. Hinsley & Bellamy, 2000), that highlight their essential role (for nesting and foraging) for some species (eg. *Fringilla coelebs* : Macleod, Parish & Hubbard 2004, *Emberiza citronella* : Whittingham *et al.* 2005), while a negative effect have been demonstrated for others species (*Emberiza calandra* : Mason & MacDonald, 2000 ; *Alauda Arvensis*, Miguet *et al.* 2013). But if wooded components have an overall positive effect on diversity, the intensity of this effect appears to be region dependent (i.e., different slopes between regions). The positive effect of built area could be explained here by the fact that some species appear strongly affiliated to these areas (eg. house sparrow, crested lark). By taking into account these variables in our models, we do not detect any residual effect of configuration on gamma diversity (although a strong configurational heterogeneity effect interacting with region was detected in the model without semi-natural components). We thus suggest that the configurational effect is mainly due a higher proportion of semi-natural elements (essentially wooded components in our case) that constitute essential habitats and provide food ressources for many species (Dennis and Fry, 1992; Vickery, Carter and Fuller, 2002). A small residual effect however remains for alpha diversity, but only in interaction with intensification level.

However, configurational heterogeneity appeared to be more influential on beta-diversity. Indeed we observed globally a negative effect of crop configurational heterogeneity on intra-landscape beta-diversity. So complex landscapes (constituted of small fields and a many field borders) were more homogeneous (low intra-landscape diversity). Such an effect of configuration has already been shown on temporal beta-diversity (Henckel *et al.*, in prep), with a higher temporal stability of bird communities in complex landscapes. Our results confirm this trend also for spatial variability. However this effect appears to depend on the percentage of wood in the landscape. Indeed beta-diversity seems maximal in simple landscapes (in terms of configuration) with a lot of wooded components.

But if few effects of configuration have been shown for alpha and gamma diversity, our results highlight a positive effect of crop diversity, but only in combination with wooded elements. Our results are in accordance with Cerezo *et al.* 2011 who observed a greater effect of composition than configuration on bird diversity, though we suggest that crop diversity per se is not sufficient to restore biodiversity in intensive agro-ecosystems, and that both increasing crop diversity and preserving semi-natural elements is essential to promote high diversity in agro-ecosystems (the positive effect of crop composition is maximal in wooded landscapes). This result appears consistent for both local (alpha) and landscape (gamma) diversity. By contrast spatial beta-diversity was not influenced by composition. The positive effect of crop composition on alpha and gamma diversity support the hypothesis of landscape complementation effect (Fahrig *et al.* 2011) suggesting that compositional diversity increase both the diversity of specialist species (of each habitat type) and generalist that need a diversity habitat type to cover all their ecological requirements (eg. nesting and foraging). But this crop compositional heterogeneity effect also appears dependent on the agricultural intensification level of the region. As for wood, alpha and gamma diversity appear maximal in landscapes combining both high compositional heterogeneity and low intensification level. This interaction effect between heterogeneity and intensification is partially in accordance with the hypothesis of Concepcion *et al.*, 2008 that made the assumption that the efficiency of less intensive agriculture practices (like Agri-Environmental Schemes) could depend on the landscape complexity level (with potentially more effect in intermediate landscapes complexity). Indeed they made the hypothesis that no effect should be observed in too complex landscapes (where biodiversity is already high) and no effect in too simple landscapes where AES are not sufficient to restore biodiversity. But our results suggest that heterogeneity effect could be more efficient in less intensive landscapes.

So our results highlight a globally positive effect of compositional heterogeneity on alpha and gamma diversity and negative effect of configurational heterogeneity on beta-diversity. However all our analyses have been conducted only at the community level. But if we may expect a positive effect at the community level, heterogeneity can have a negative effect on individual species due to the decrease of the area of preferred habitat type (Benton *et al.*, 2003; Hiron *et al.*, 2015, Radford and Bennet, 2007). This has been shown for bird communities by Pickett & Siriwardena, 2011 where ground-nesting birds species shows preferences for more homogeneous landscapes. Teillard *et al.*, 2014 also demonstrated that heterogeneity effect depend on the species considered, including differences between generalists and specialists species. Moreover if heterogeneity produce habitat fragmentation, negative consequences can be observe (Radford and Bennett, 2007, Cale 2003). Finally, we conclude that these results appear relatively consistent as our study is based on 8 contrasted regions (in Europe and Canada).

However, we highlighted strong regional differences, and heterogeneity effect appear to depend both of the amount of semi-natural component (especially wood) and to the global intensification level of the region (taking the mean nitrogen amount as a proxy).

CONCLUSION

We conclude that increasing crop diversity at the landscape scale can be an interesting alternative to restore bird diversity in agricultural landscapes but this measure is not sufficient *per se*. Indeed, increasing crop heterogeneity should not exclude the preservation of semi-natural habitats like hedgerows and wooded fragments that are essential to preserve many species, and the implementation of less intensive practices (as for example the decrease of chemical inputs). However, further studies are required to assess more accurately the potential effect by species, as some particular species (for example endangered or patrimonial species) can potentially be negatively affected by an increase of wooded area or a decrease of their preferred habitat type in favour to an increase of landscape diversity. In any case, a combination of actions seems more relevant than a single policy to maintain suitable habitats for most of the species.

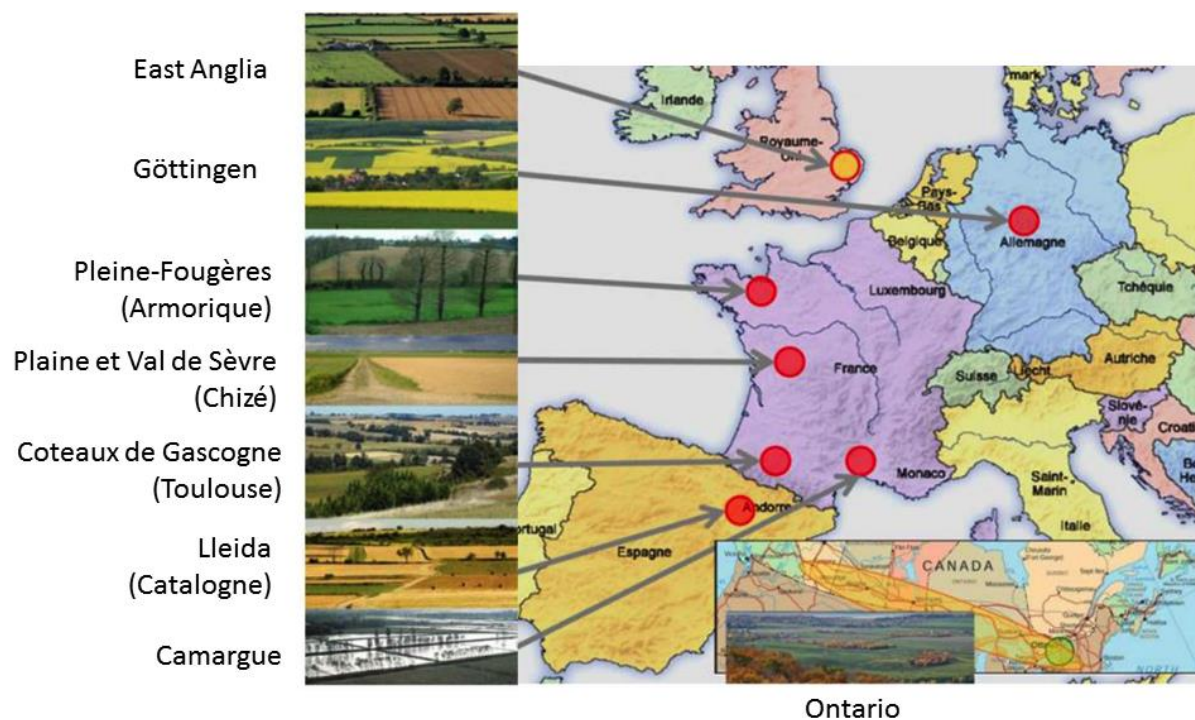
References

- Allouche O, Kalyuzhny M, Moreno-Rueda G, Pizarro M, Kadmon R. 2012 Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proc Natl Acad Sci*. 109(43):17495–500.
- Batary P, Baldi A, Kleijn D, Tschardtke T. 2011 Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proc R Soc B Biol Sci*. 278(1713):1894–902.
- Belfrage K, Björklund J, Salomonsson L. 2015 Effects of Farm Size and On-Farm Landscape Heterogeneity on Biodiversity—Case Study of Twelve Farms in a Swedish Landscape. *Agroecol Sustain Food Syst*. 39(2):170–88.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003 Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol Evol*. 18(4):182–8.
- Berg Å, Wretenberg J, Żmihorski M, Hiron M, Pärt T. 2015 Linking occurrence and changes in local abundance of farmland bird species to landscape composition and land-use changes. *Agric Ecosyst Environ*. 204:1–7.
- Besnard AG, Secondi J. 2014 Hedgerows diminish the value of meadows for grassland birds: Potential conflicts for agri-environment schemes. *Agric Ecosyst Environ*. 189:21–7.
- Cale PG. 2003 The influence of social behaviour, dispersal and landscape fragmentation on population structure in a sedentary bird. *Biol Conserv*. 109(2):237–48.
- Cerezo A, Conde MC, Poggio SL. 2011 Pasture area and landscape heterogeneity are key determinants of bird diversity in intensively managed farmland. *Biodivers Conserv*. 20(12):2649–67.
- Chapman A. 2014 The Influence of Landscape Heterogeneity - Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Fthiotida, Central Greece. *Biodivers Data J*.
- Concepción ED, Díaz M, Baquero RA. 2008 Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landsc Ecol*. 23(2):135–48.
- Dennis P, Fry GLA. 1992 Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agric Ecosyst Environ* 40(1-4):95–115.
- Devictor V, Jiguet F. 2007 Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. *Agric Ecosyst Environ* 120(2-4):179–84.
- Duelli P, Obrist MK. 2003 Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic Appl Ecol* 4(2):129–38.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, *et al*. 2011 Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14(2):101–12.
- Fahrig L, Girard J, Duro D, Pasher J, Smith A, Javorek S, *et al*. 2015 Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agric Ecosyst Environ* 200:219–34.
- Fuller RJ, Trevelyan RJ, Hudson RW. 1997 Landscape composition models for breeding bird populations in lowland English farmland over a 20 year period. *Ecography* 20(3):295–307.
- Fuller RJ, Gregory RD, Gibbons DW, Marchant JH, Wilson JD, Baillie SR, *et al*. 1995 Population Declines and Range Contractions among Lowland Farmland Birds in Britain. *Conserv Biol* 9(6):1425–41.

- Gil-Tena A, De Cáceres M, Ernoult A, Butet A, Brotons L, Burel F. 2015 Agricultural landscape composition as a driver of farmland bird diversity in Brittany (NW France). *Agric Ecosyst Environ* 205:79–89.
- Hambler C, Henderson PA, Speight MR. 2011 Extinction rates, extinction-prone habitats, and indicator groups in Britain and at larger scales. *Biol Conserv* 144(2):713–21.
- Henckel L, Mouquet N, Devictor V, Bretagnolle V. *In prep.* Landscape configurational heterogeneity and wooded area increase temporal stability of bird community in intensive agricultural system.
- Henckel L, Mouquet N, Devictor V, Meynard C, Bretagnolle V. *Under review.* Deconstructing farmland bird metacommunities: the importance of mass effects and species sorting in community assembly.
- Hinsley S., Bellamy P. 2000 The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *J Environ Manage* 60(1):33–49.
- Hiron M, Berg Å, Eggers S, Berggren Å, Josefsson J, Pärt T. 2015 The relationship of bird diversity to crop and non-crop heterogeneity in agricultural landscapes. *Landsc Ecol*
- Hole DG, Perkins AJ, Wilson JD, Alexander IH, Grice PV, Evans AD. 2005 Does organic farming benefit biodiversity? *Biol Conserv* 122(1):113–30.
- Kragten S. 2011 Shift in crop preference during the breeding season by Yellow Wagtails *Motacilla flava flava* on arable farms in The Netherlands. *J Ornithol* 152(3):751–7.
- Krebs JR, Wilson JD, Bradbury RB, Siriwardena GM. 1999 The second Silent Spring? *Nature* 400(6745):611–2.
- Larsen FW, Bladt J, Balmford A, Rahbek C. 2012 Birds as biodiversity surrogates: will supplementing birds with other taxa improve effectiveness? *J Appl Ecol* 49(2):349–56.
- Lindsay KE, Kirk DA, Bergin TM, Best LB, Sifneos JC, Smith J. 2013 Farmland Heterogeneity Benefits Birds in American Mid-west Watersheds. *Am Midl Nat* 170(1):121–43.
- Macleod CJ, Parish DMB, Hubbard SF. 2004 Habitat associations and breeding success of the Chaffinch *Fringilla coelebs*: Capsule Population trends for Chaffinch on farmland are unlikely to be explained by their preference for non-crop habitats alone. *Bird Study* 51(3):239–47.
- Mason CF, Macdonald SM. 2000 Corn Bunting *Miliaria calandra* populations, landscape and land-use in an arable district of eastern England. *Bird Conserv Int* 10(2):S0959270900000150.
- Miguet P, Gaucherel C, Bretagnolle V. 2013 Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecol Modell* 266:10–8.
- Newton I. 2004 The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis* 146(4):579–600.
- Pasher J, Mitchell SW, King DJ, Fahrig L, Smith AC, Lindsay KE. 2013 Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landsc Ecol* 28(3):371–83.
- Pickett SRA, Siriwardena GM. 2011 The relationship between multi-scale habitat heterogeneity and farmland bird abundance. *Ecography* 34(6):955–69.
- Radford JQ, Bennett AF. 2007 The relative importance of landscape properties for woodland birds in agricultural environments. *J Appl Ecol* 44(4):737–47.

- Rusch A, Bommarco R, Jonsson M, Smith HG, Ekbom B. 2013 Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *J Appl Ecol* 50(2):345–54.
- Siriwardena GM, Cooke IR, Sutherland WJ. 2012 Landscape, cropping and field boundary influences on bird abundance. *Ecography* 35(2):162–73.
- Stoate C, Boatman N., Borralho R., Carvalho CR, Snoo GR d., Eden P. 2001 Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J Environ Manage* 63(4):337–65.
- Sunderland K, Samu F. 2000 Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: a review. *Entomol Exp Appl* 95(1):1–13.
- Teillard F, Antoniucci D, Jiguet F, Tichit M. 2014 Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogenous farmlands: Implications for conservation. *Biol Conserv* 176:243–51.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C. 2005 Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecol Lett* 8(8):857–74.
- Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batáry P, *et al.* 2012 Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol Rev* 87(3):661–85.
- Vickery J, Carter N, Fuller RJ. 2002 The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. *Agric Ecosyst Environ* 89(1-2):41–52.
- Weibull A-C, Bengtsson J, Nohlgren E. 2000 Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* 23(6):743–50.
- Whittingham MJ, Swetnam RD, Wilson JD., Chamberlain DE, Freckleton RP., 2005 Habitat selection by yellowhammers *Emberiza citrinella* on lowland farmland at two spatial scales: implications for conservation management. *J Appl Ecol* 14;42(2):270–80.
- Winqvist C, Bengtsson J, Aavik T, Berendse F, Clement LW, Eggers S, *et al.* 2011 Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe. *J Appl Ecol* 48(3):570–9.

Figure 1 – a. Location of the 8 study sites



b. Sampling design PVDS region

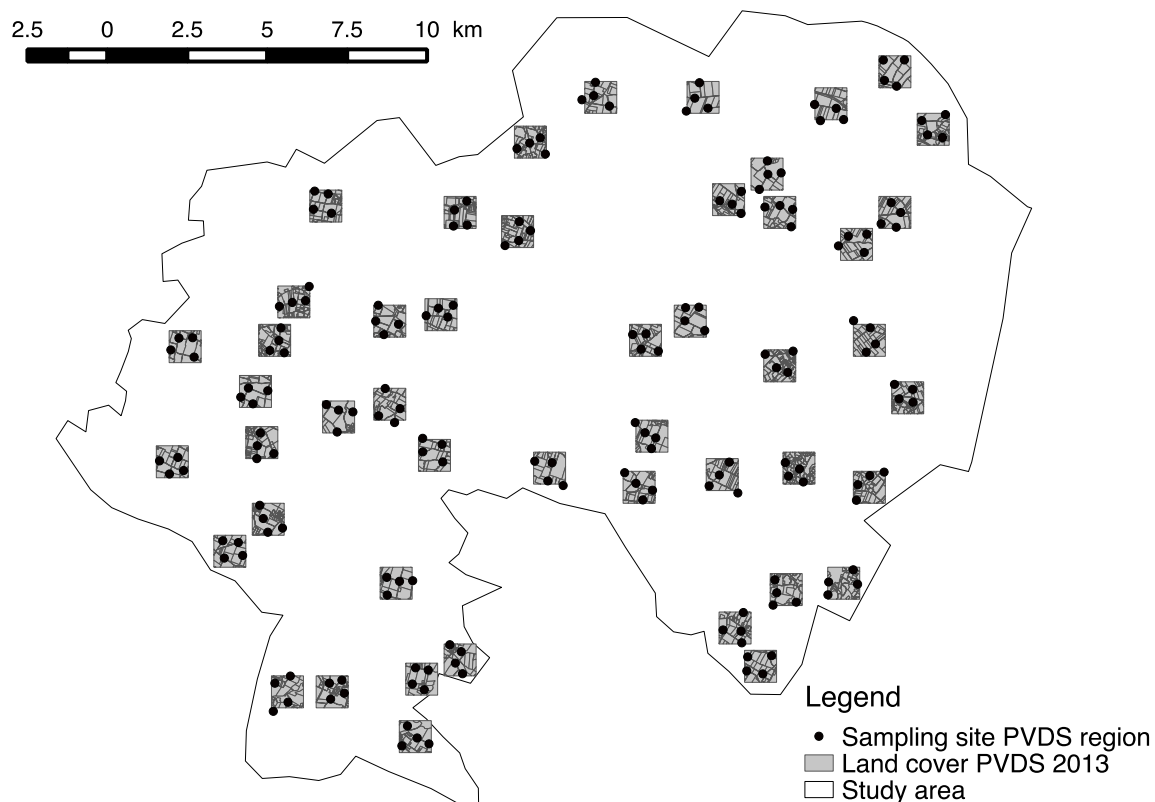
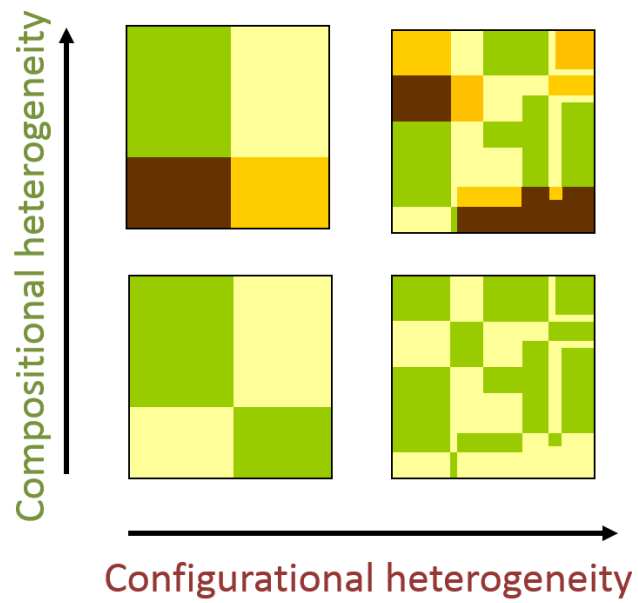
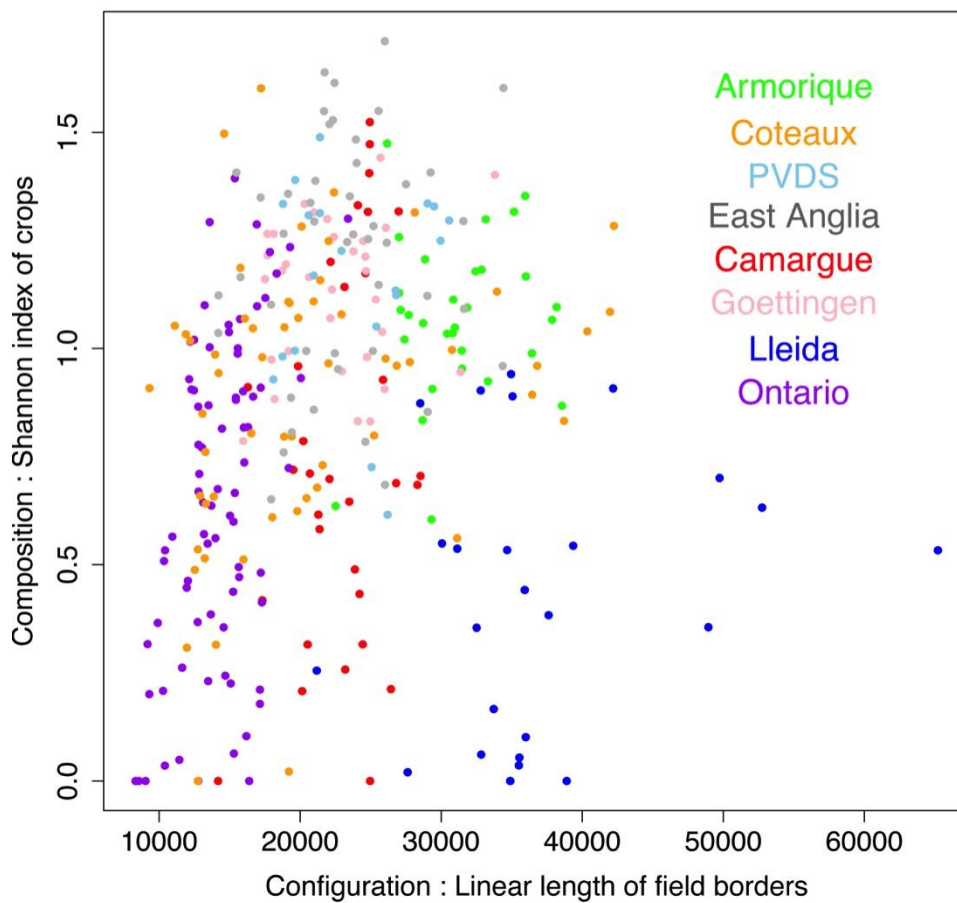


Figure 2 –

a. Heterogeneity gradients (composition and configuration)



b- Landscape position on the two heterogeneity gradients



c- Resulting correlations between crop composition and configuration

	Pearson correlation	Spearman correlation
Armorique	0.1736	0.0696
Camargue	0.2984	0.2410
Goettingen	0.0997	0.0161
Lleida	0.1839	0.1177
Ontario	0.4796	0.4179
PVDS	0.1247	0.1201
Coteaux	0.0291	0.1228
East Anglia	0.2810	0.3462
TOTAL	0.1602	0.2622

Figure 3 – Computation method of field border

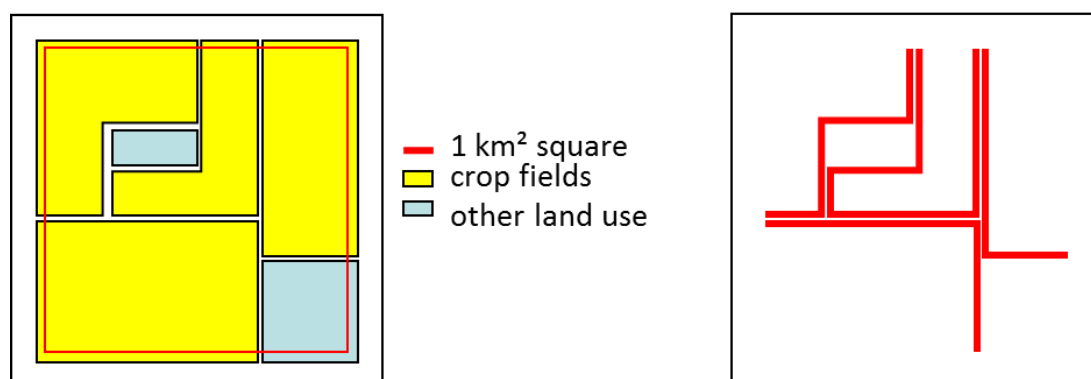
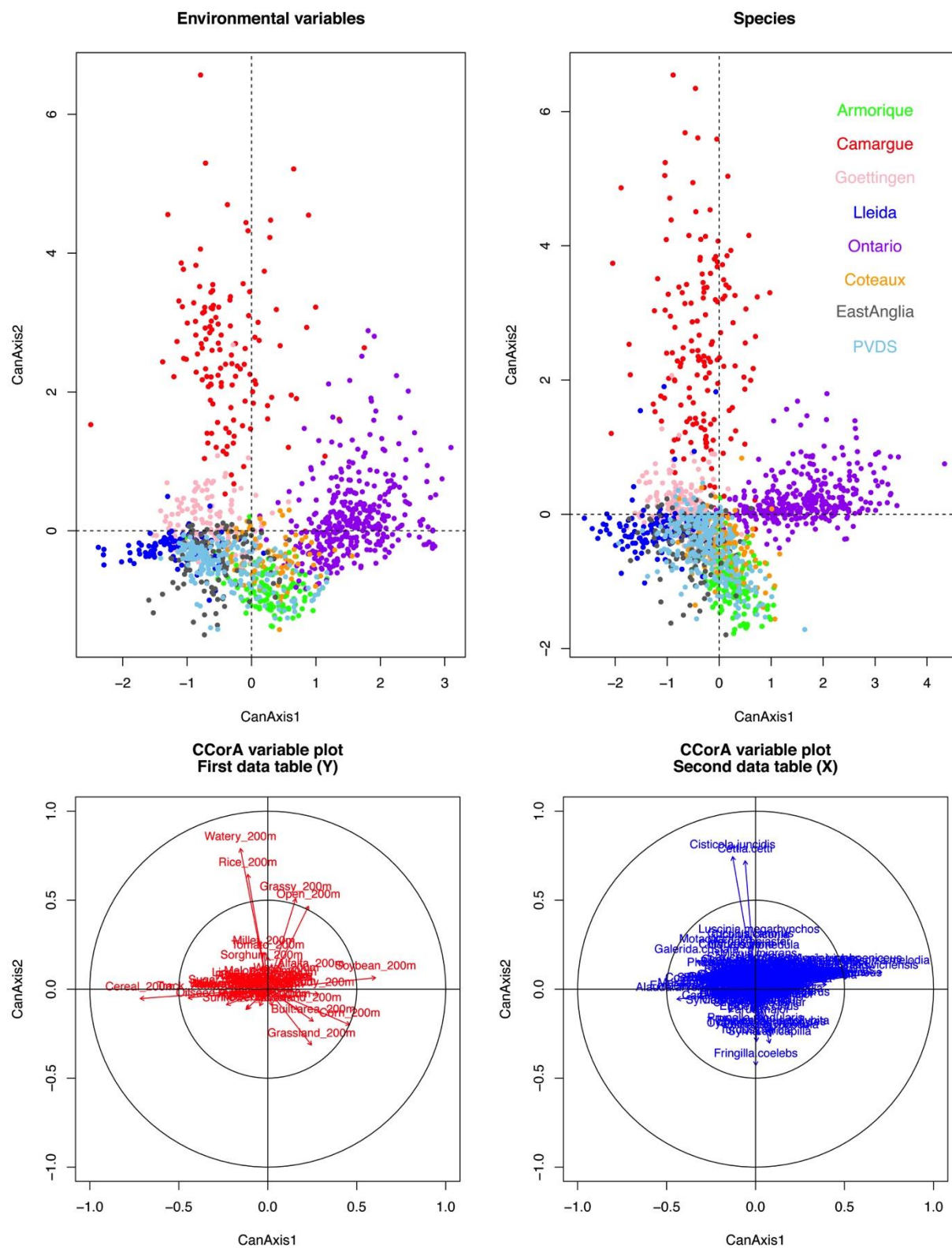
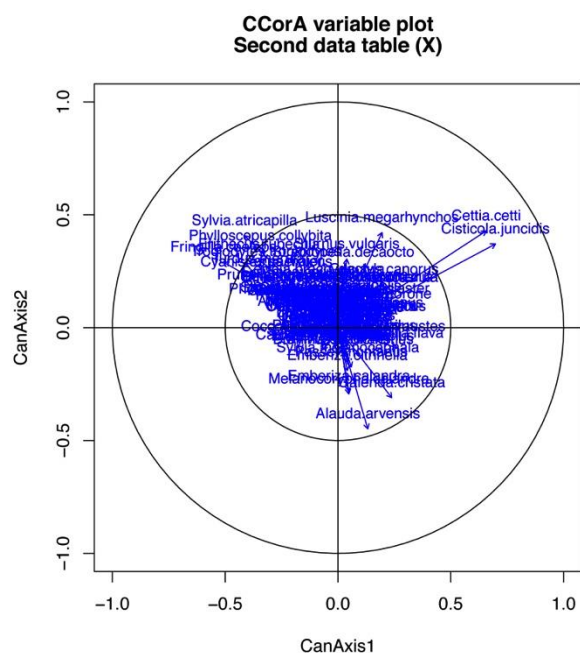
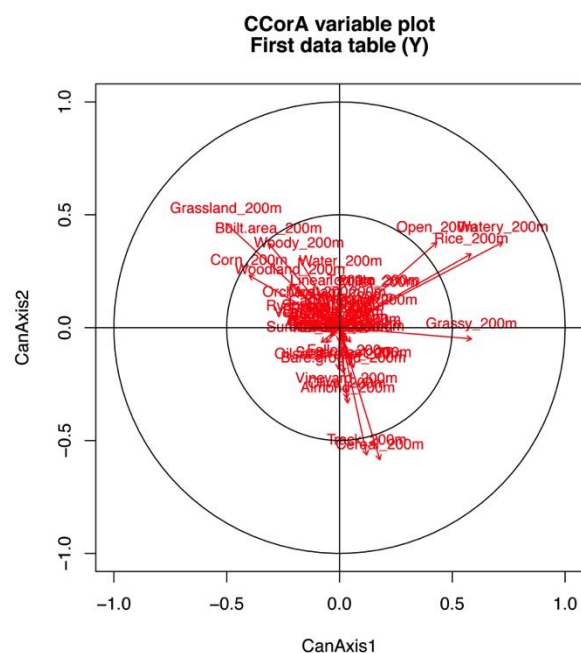
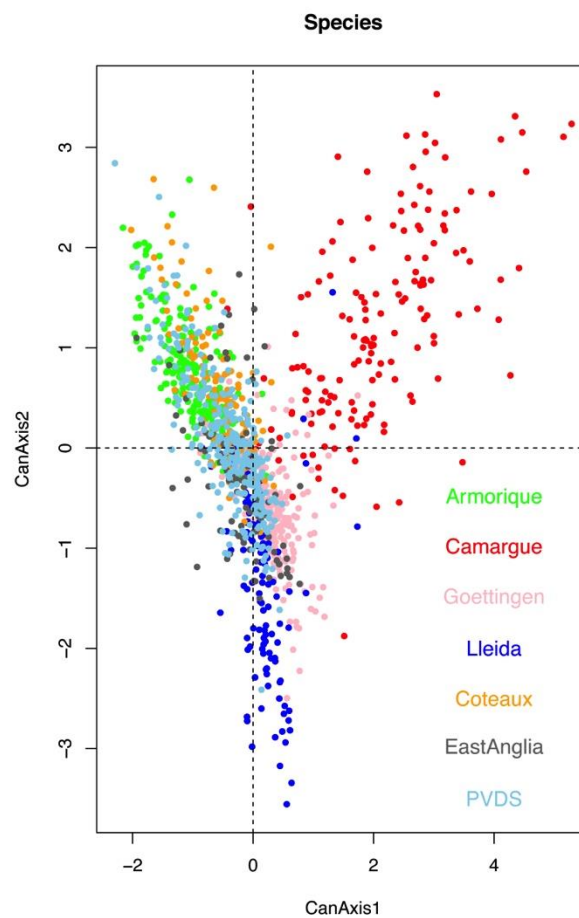
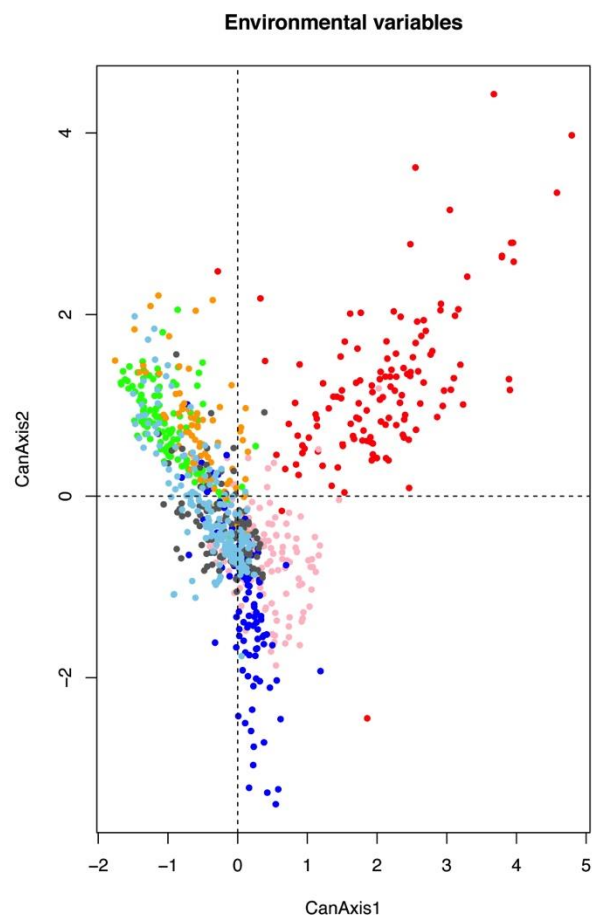


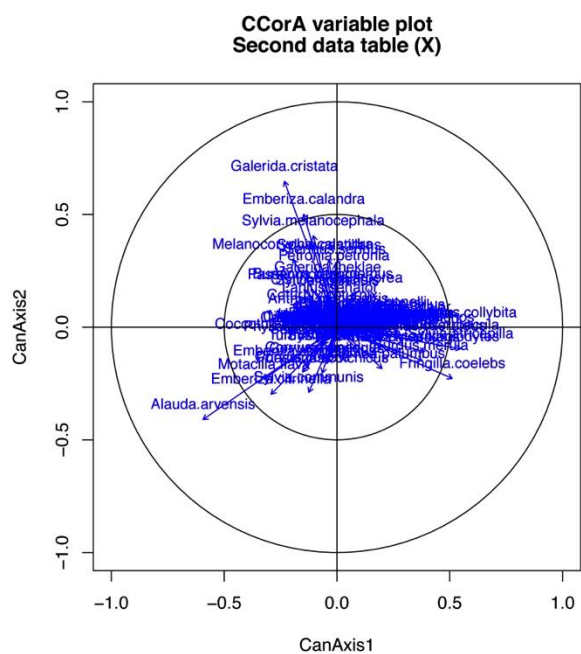
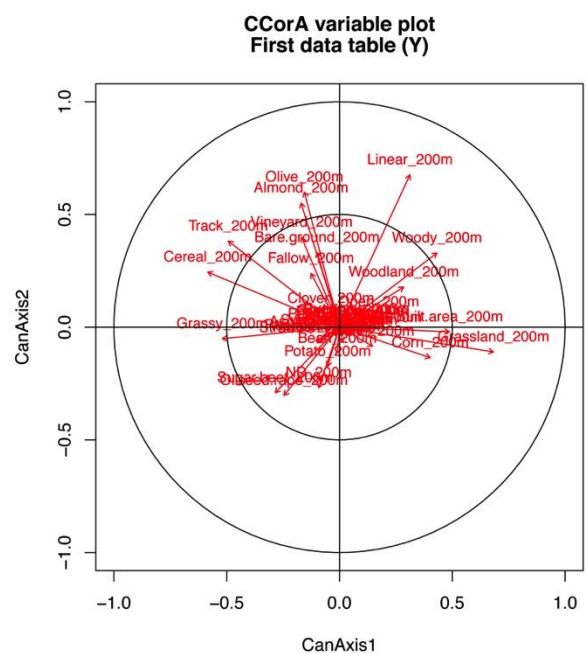
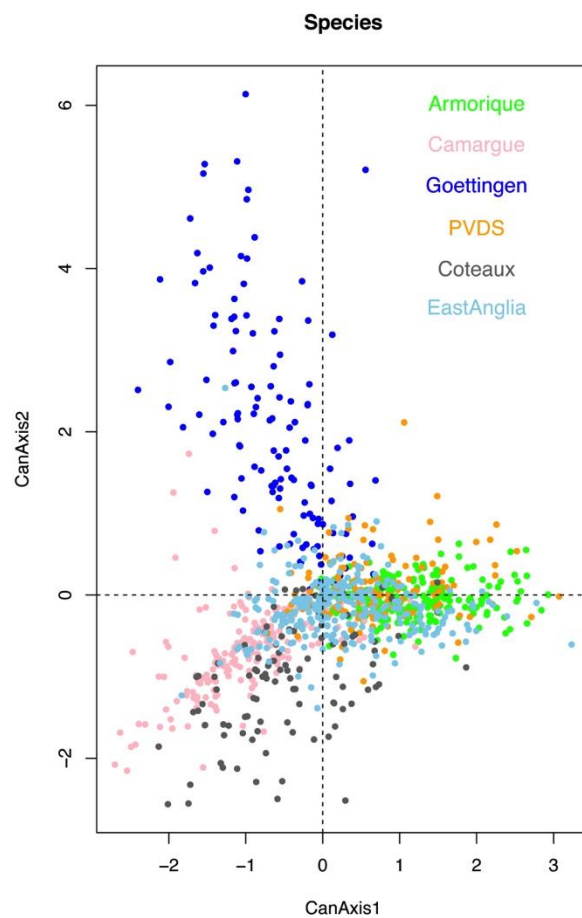
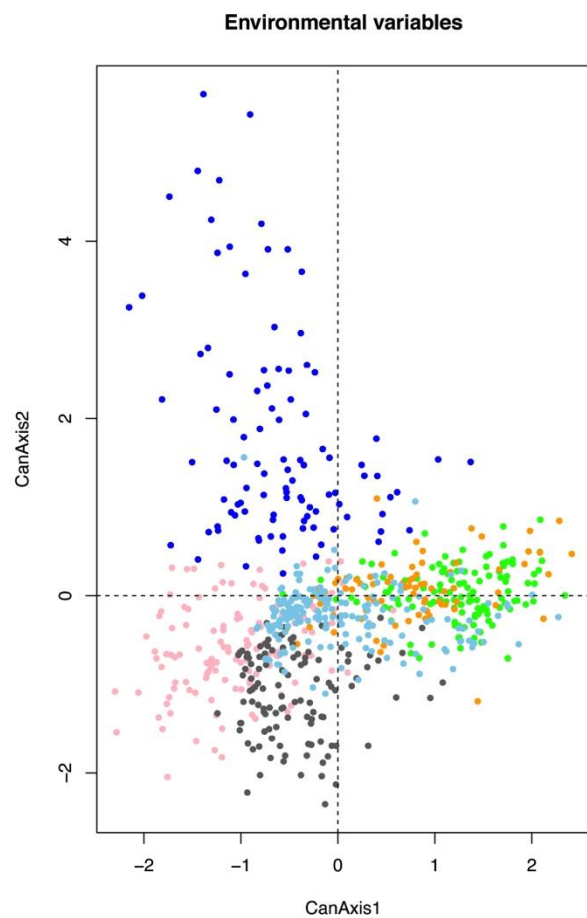
Figure 4 – Canonical Correlation Analysis (CCorA)
a. All sites



b. All sites except Ontario



c. All sites except Ontario and Camarge



d. All sites except Ontario, Camargue and Lleida

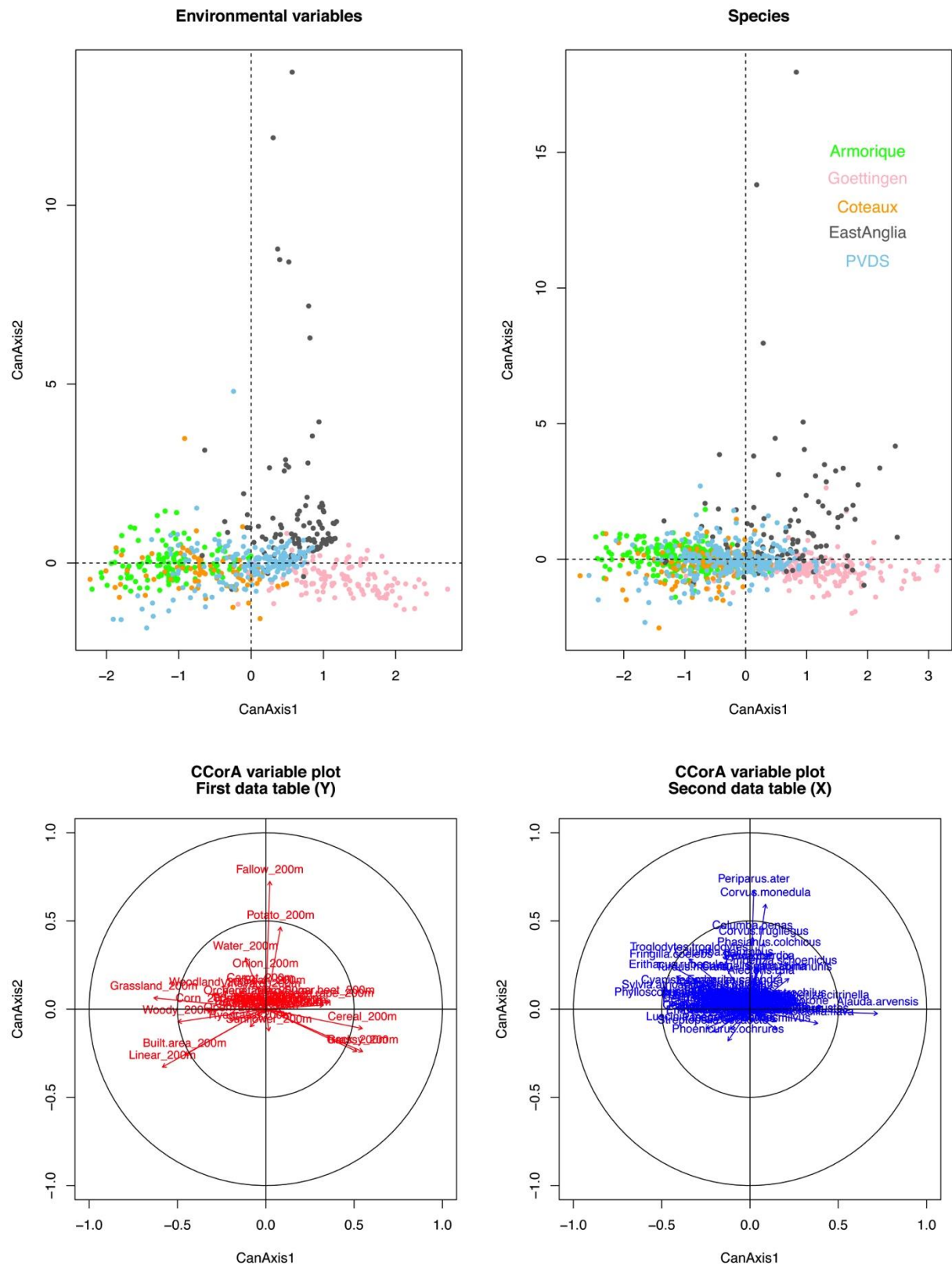
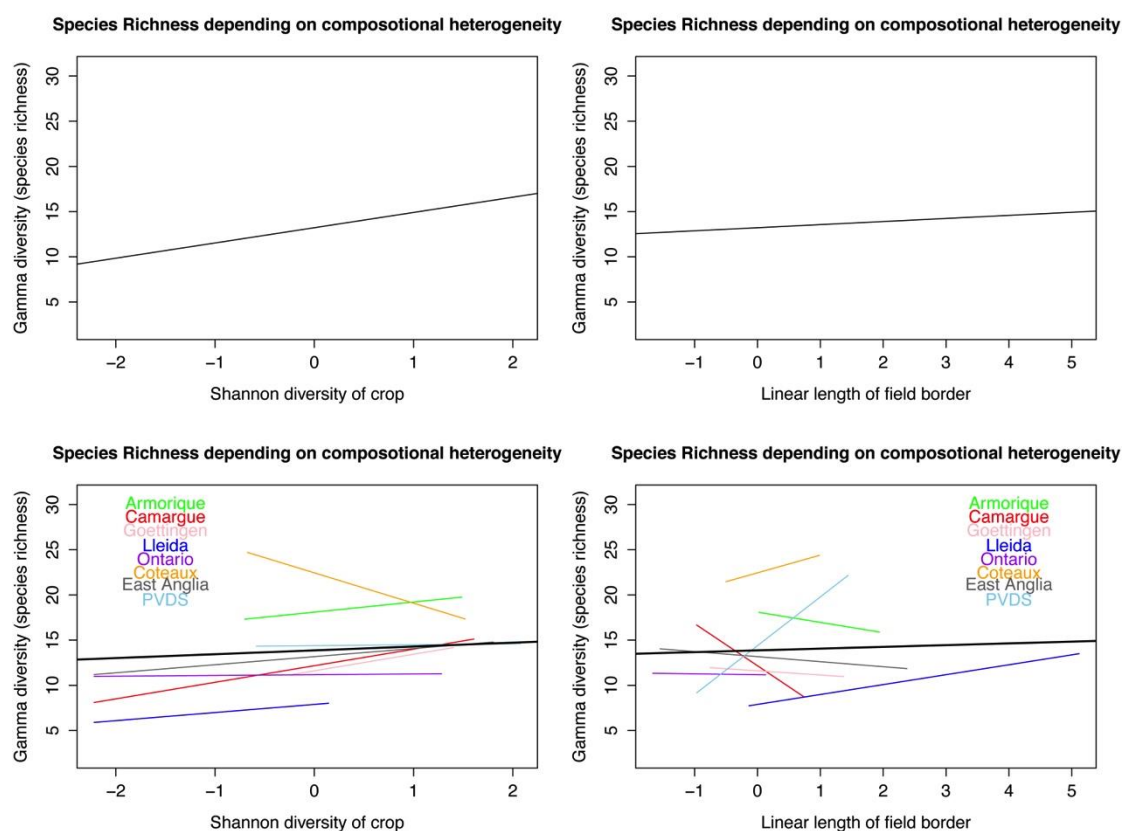


Figure 5 Global effect of heterogeneity metrics (Model 1a) and interaction effect with region (Model 1b)

a. Gamma



b. Beta

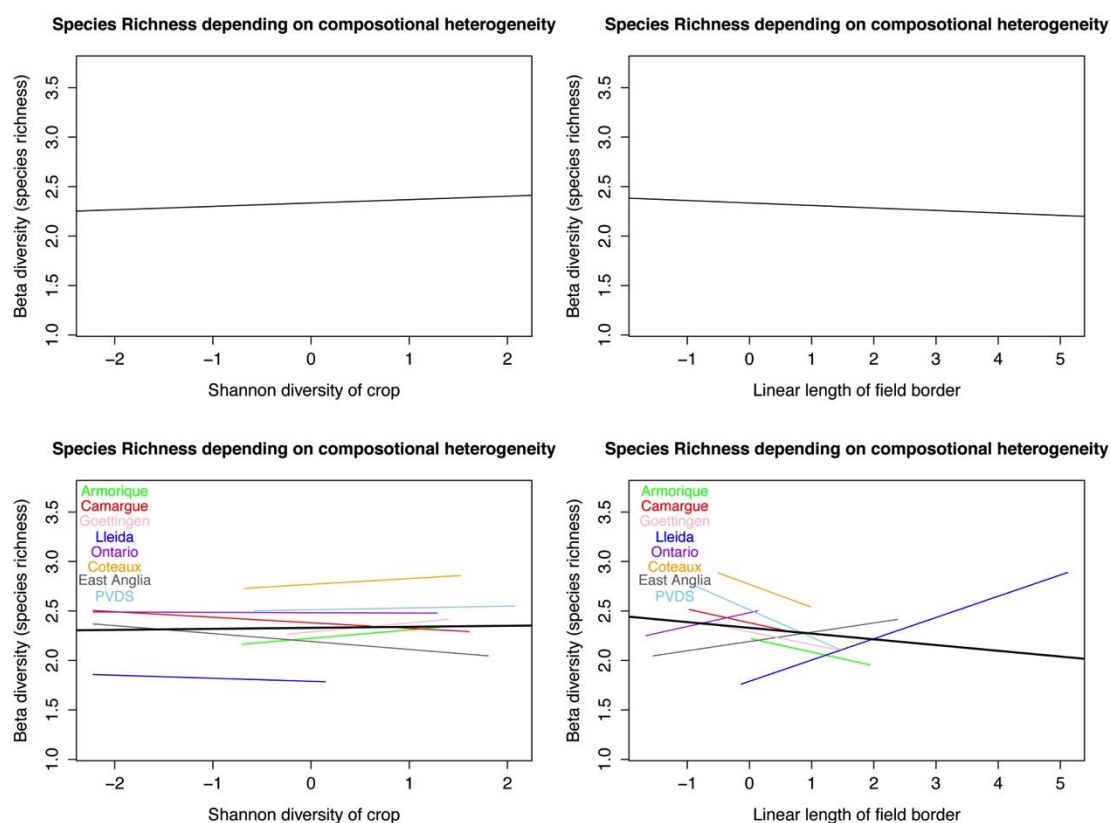
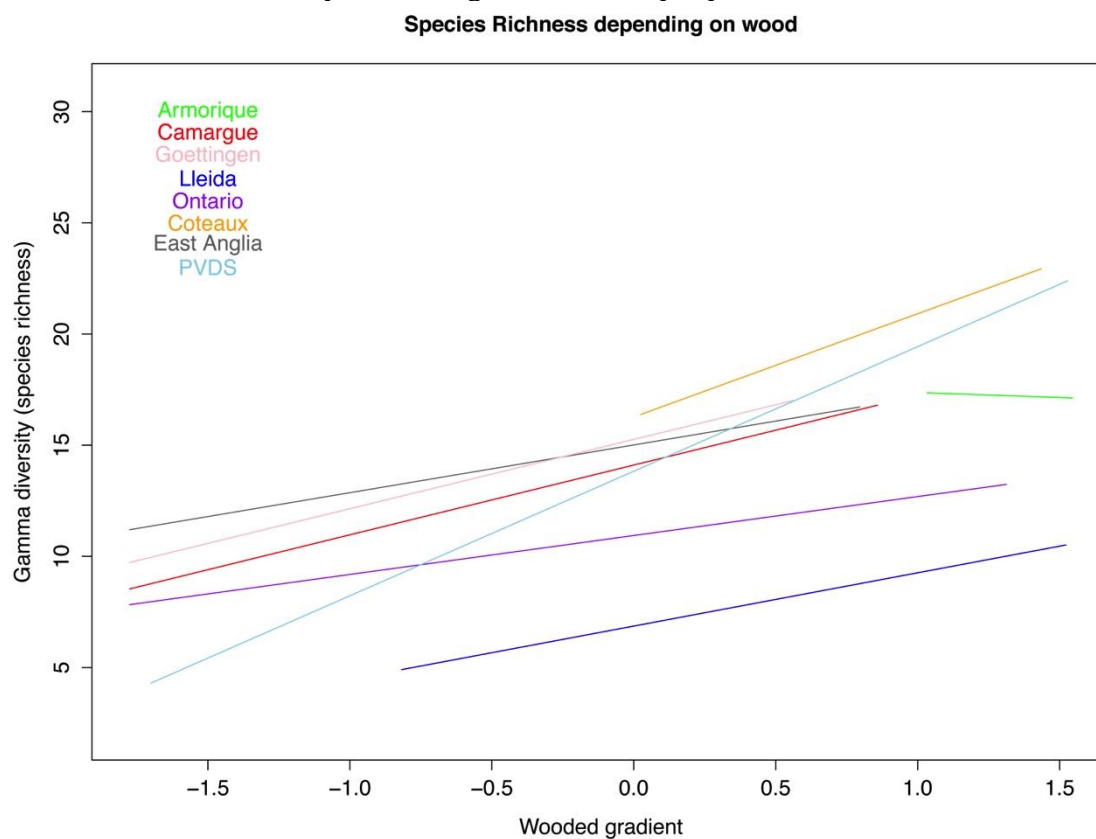


Figure 6 Diversity according to wood proportion (Model 2b)

a. Gamma diversity according to the wood proportion



b. Beta diversity according to the wood proportion

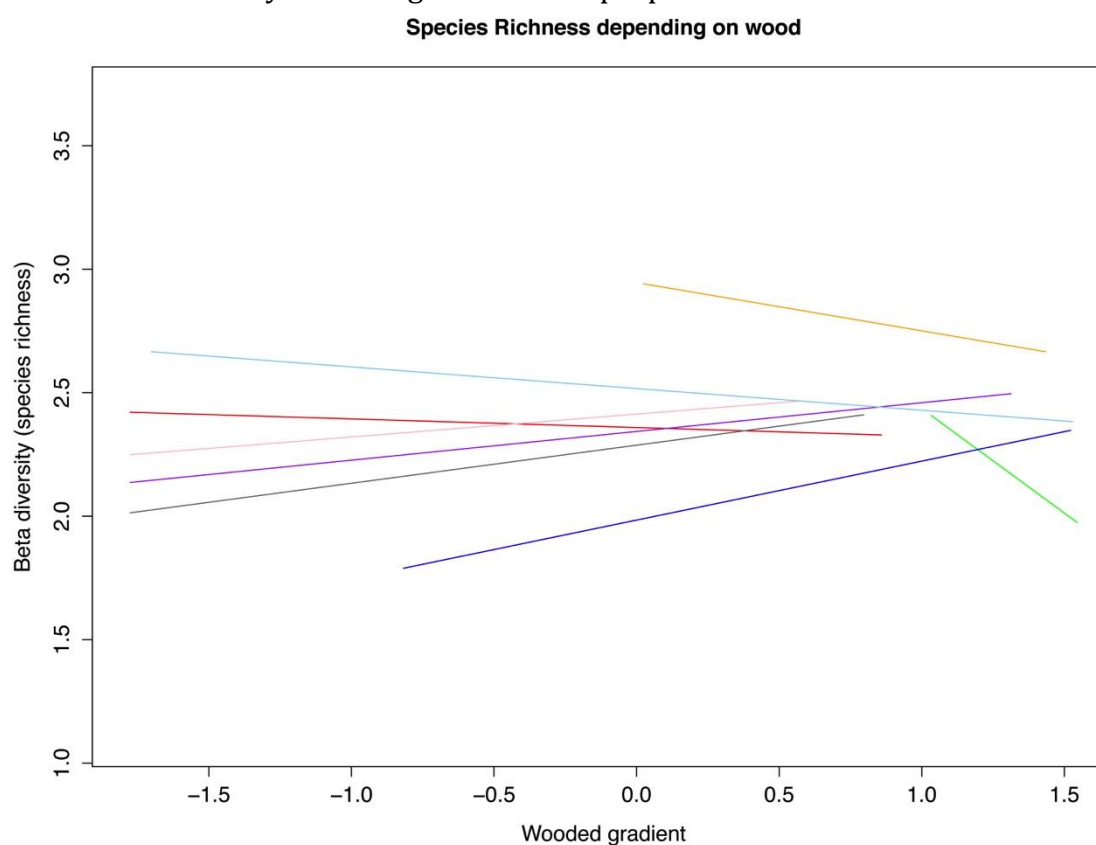
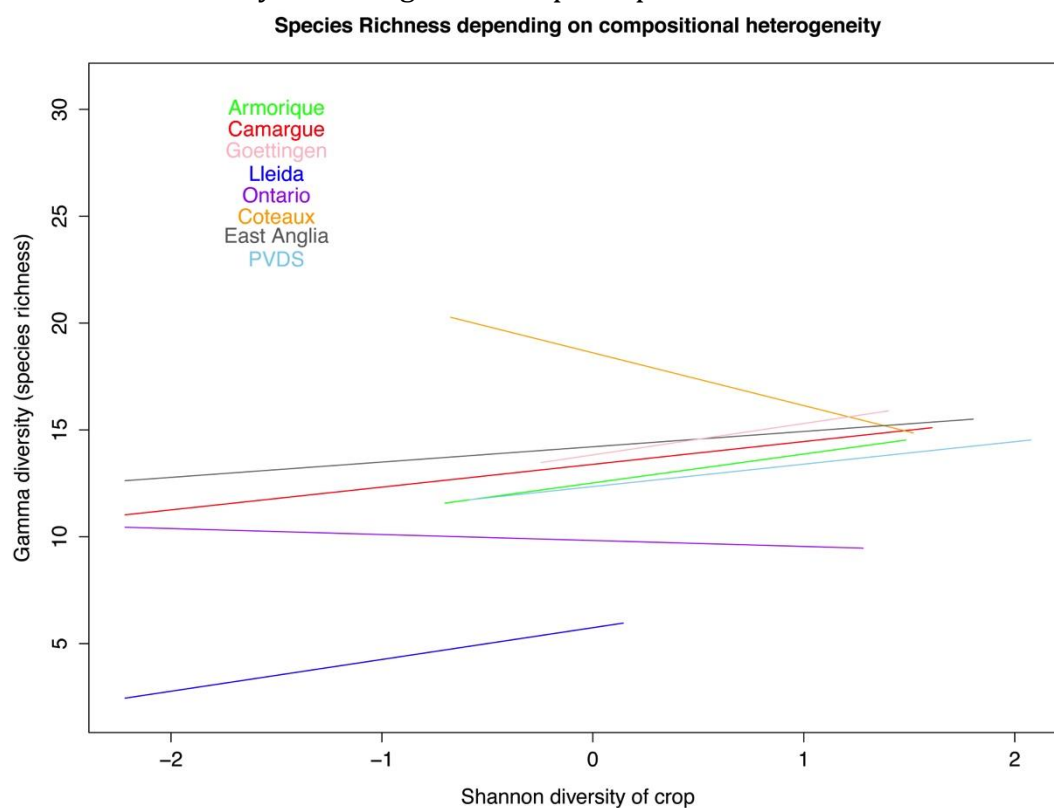
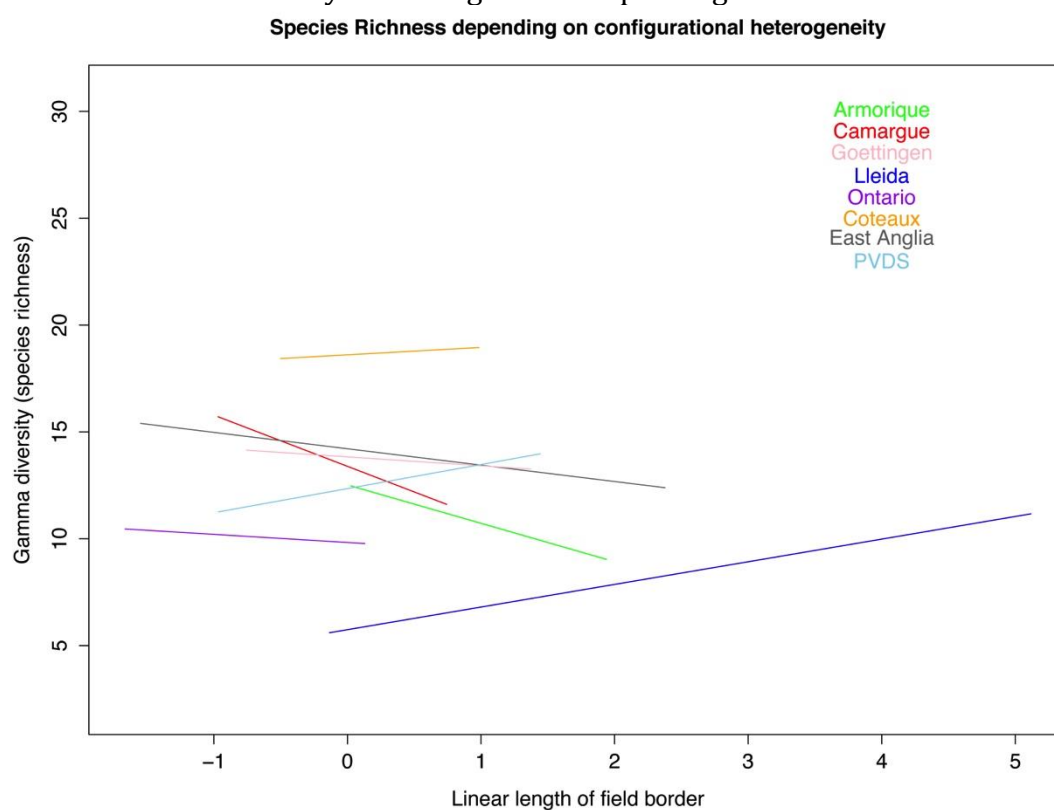


Figure 7 Diversity according to the two heterogeneity gradients (composition and configuration), Model 3b

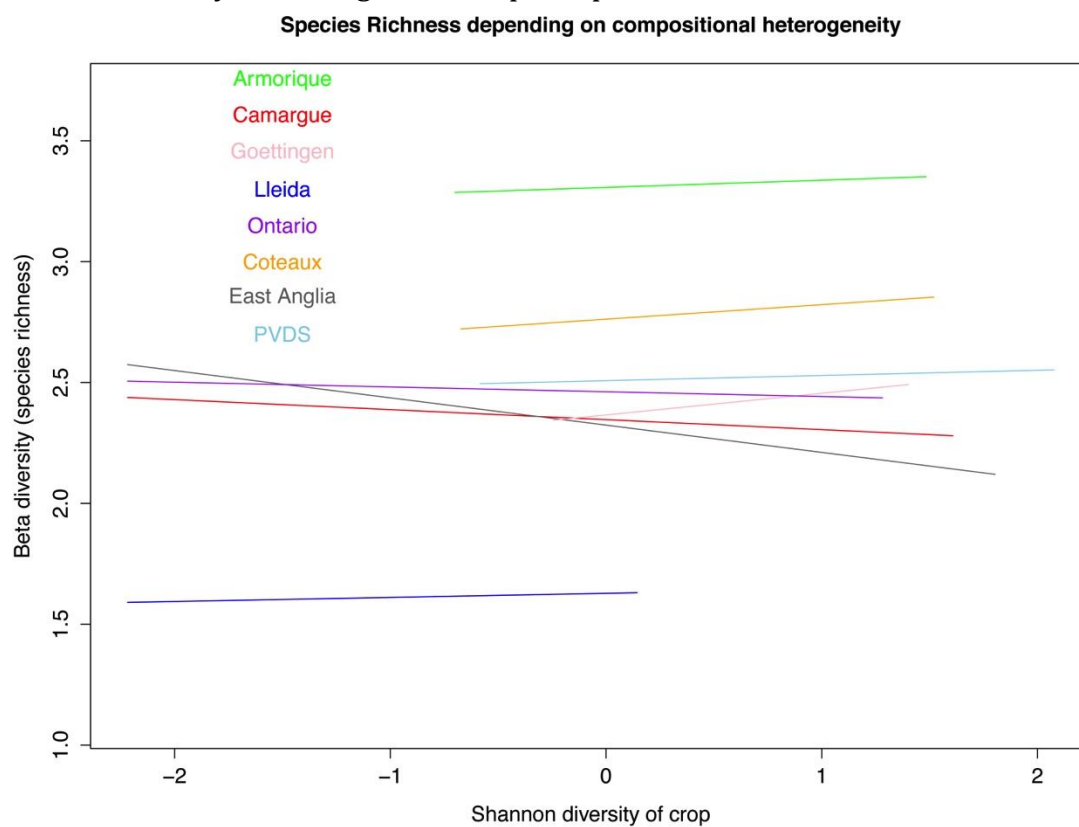
a. Gamma diversity according to the crop composition



b. Gamma diversity according to the crop configuration



c. Beta diversity according to the crop composition



d. Beta diversity according to the crop configuration

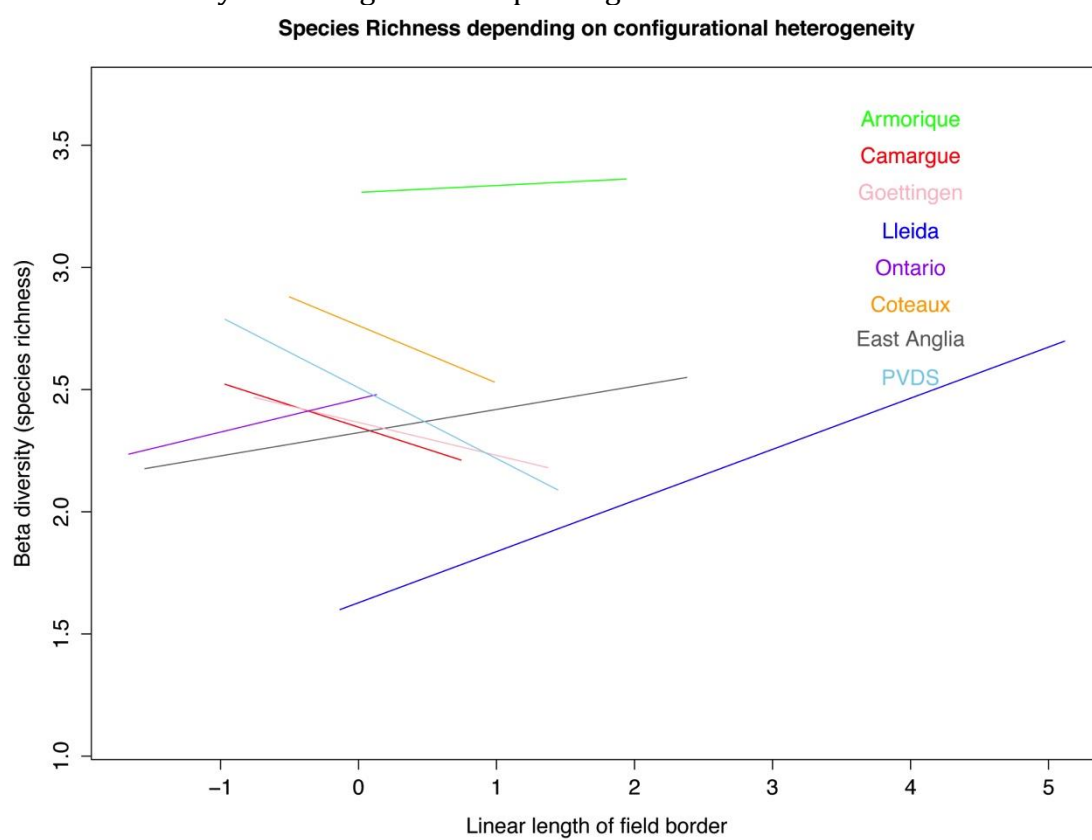


Table 1. Model averaging (Model 4)

a. . Model averaging on model 4 (Gamma diversity)

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	16.4936	7.298	7.325	2.2518	0.0243 *
RegionCamargue	-2.4342	7.351	7.378	0.3299	0.7414
RegionCoteaux	-0.2194	7.728	7.755	0.0283	0.9774
RegionEastAnglia	-1.3770	7.433	7.459	0.1846	0.8535
RegionGoettingen	-1.2925	7.419	7.446	0.1736	0.8622
RegionLleida	-9.3858	7.495	7.521	1.2479	0.2121
RegionOntario	-5.4800	7.307	7.333	0.7473	0.4549
RegionPVDS	-2.7747	7.344	7.370	0.3765	0.7066
Built area	0.5247	0.258	0.259	2.0270	0.0427 *
Wood	0.3240	5.219	5.238	0.0619	0.9507
RegionCamargue:Wood	3.5102	5.742	5.765	0.6089	0.5426
RegionCoteaux:Wood	5.1455	6.145	6.170	0.8340	0.4043
RegionEastAnglia:Wood	2.5433	5.716	5.739	0.4431	0.6577
RegionGoettingen:Wood	3.5363	5.795	5.818	0.6078	0.5433
RegionLleida:Wood	2.8848	5.780	5.803	0.4971	0.6191
RegionOntario:Wood	2.1935	5.700	5.723	0.3833	0.7015
RegionPVDS:Wood	6.0351	5.693	5.716	1.0558	0.2911
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.3645	0.299	0.300	1.2137	0.2249
Crop composition:Wood	0.5646	0.356	0.357	1.5816	0.1137
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.0266	0.383	0.384	0.0693	0.9447
Crop configuration:Wood	0.3768	0.344	0.346	1.0904	0.2755

b. Model averaging on model 4-Full Model (Gamma diversity)

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	16.49362	7.298	7.325	2.2518	0.0243
RegionCamargue	-2.43422	7.351	7.378	0.3299	0.7414
RegionCoteaux	-0.21935	7.728	7.755	0.0283	0.9774
RegionEastAnglia	-1.37704	7.433	7.459	0.1846	0.8535
RegionGoettingen	-1.29249	7.419	7.446	0.1736	0.8622
RegionLleida	-9.38581	7.495	7.521	1.2479	0.2121
RegionOntario	-5.48001	7.307	7.333	0.7473	0.4549
RegionPVDS	-2.77471	7.344	7.370	0.3765	0.7066
Built area	0.52469	0.258	0.259	2.0270	0.0427
Wood	0.32400	5.219	5.238	0.0619	0.9507
RegionCamargue:Wood	2.75390	5.286	5.306	0.5190	0.6037
RegionCoteaux:Wood	4.03692	5.840	5.860	0.6889	0.4909
RegionEastAnglia:Wood	1.99537	5.170	5.190	0.3845	0.7006
RegionGoettingen:Wood	2.77436	5.335	5.355	0.5181	0.6044
RegionLleida:Wood	2.26329	5.255	5.275	0.4290	0.6679
RegionOntario:Wood	1.72091	5.129	5.149	0.3342	0.7382

RegionPVDS:Wood	4.73480	5.620	5.638	0.8398	0.4010
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.21368	0.291	0.292	0.7326	0.4638
Crop composition:Wood	0.17261	0.326	0.327	0.5286	0.5971
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.00778	0.207	0.208	0.0374	0.9702
Crop configuration:Wood	0.03207	0.145	0.146	0.2201	0.8258

c. Model averaging on model 4 (Beta diversity)

Intercept	2.147824	0.1859	0.1866	11.5103	0.00000
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.138130	0.1581	0.1587	0.8704	0.38406
RegionCamargue	0.317607	0.2064	0.2072	1.5330	0.12528
RegionCoteaux	0.597675	0.2061	0.2069	2.8889	0.00387
RegionEastAnglia	0.102534	0.2000	0.2008	0.5107	0.60953
RegionGoettingen	0.269573	0.2061	0.2069	1.3026	0.19269
RegionLleida	-0.410293	0.2423	0.2433	1.6866	0.09167
RegionOntario	0.319713	0.2300	0.2309	1.3848	0.16613
RegionPVDS	0.378815	0.1949	0.1957	1.9357	0.05290
Wood	0.085954	0.0341	0.0342	2.5139	0.01194
RegionCamargue:Crop configuration	0.020809	0.2429	0.2439	0.0853	0.93201
RegionCoteaux:Crop configuration	-0.131655	0.2428	0.2438	0.5400	0.58917
RegionEastAnglia:Crop configuration	0.212936	0.1682	0.1689	1.2607	0.20740
RegionGoettingen:Crop configuration	0.011241	0.2174	0.2182	0.0515	0.95892
RegionLleida:Crop configuration	0.353084	0.1749	0.1756	2.0107	0.04435
RegionOntario:Crop configuration	0.275113	0.2124	0.2132	1.2904	0.19691
RegionPVDS:Crop configuration	-0.202056	0.1884	0.1892	1.0682	0.28544
Crop composition (Shannon diversity of crop)	-0.025858	0.0303	0.0304	0.8493	0.39570
Crop configuration:Wood	-0.000602	0.0332	0.0333	0.0181	0.98557
Crop composition:Crop configuration	0.030604	0.0334	0.0336	0.9119	0.36183
Crop composition:Wood	-0.007430	0.0273	0.0274	0.2713	0.78613

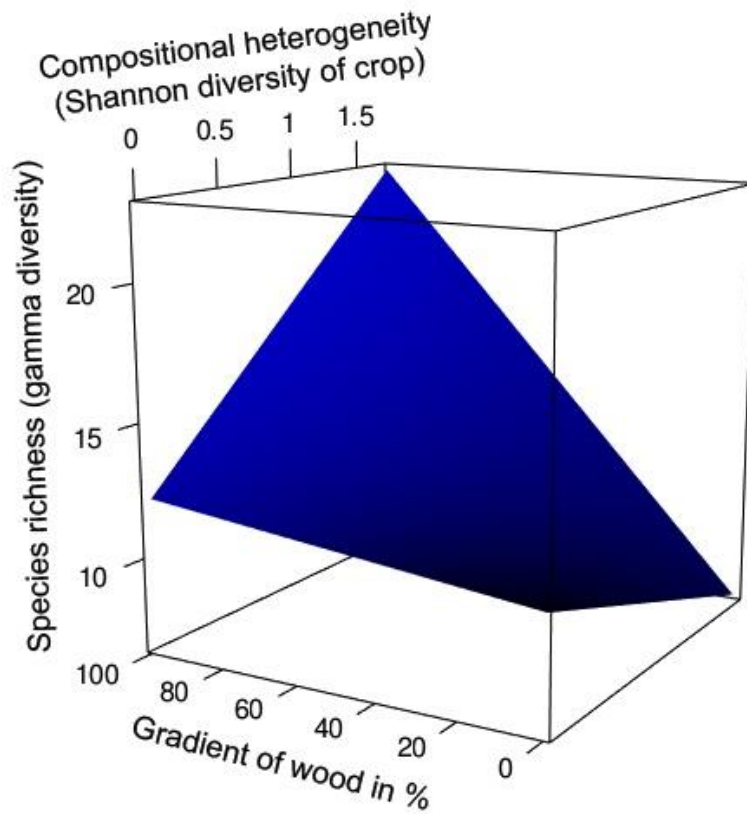
d. Model averaging on model 4-Full model (Beta diversity)

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	2.147824	0.18586	0.18660	11.51025	0.00000
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.138130	0.15806	0.15869	0.87043	0.38406
RegionCamargue	0.317607	0.20636	0.20718	1.53298	0.12528
RegionCoteaux	0.597675	0.20606	0.20688	2.88894	0.00387
RegionEastAnglia	0.102534	0.19996	0.20076	0.51074	0.60953
RegionGoettingen	0.269573	0.20612	0.20694	1.30265	0.19269
RegionLleida	-0.410293	0.24230	0.24326	1.68663	0.09167
RegionOntario	0.319713	0.22996	0.23088	1.38475	0.16613
RegionPVDS	0.378815	0.19492	0.19570	1.93574	0.05290
Wood	0.085954	0.03405	0.03419	2.51395	0.01194
RegionCamargue:Crop configuration	0.020809	0.24291	0.24388	0.08532	0.93201
RegionCoteaux:Crop configuration	-0.131655	0.24281	0.24378	0.54005	0.58917
RegionEastAnglia:Crop configuration	0.212936	0.16822	0.16890	1.26074	0.20740
RegionGoettingen:Crop configuration	0.011241	0.21736	0.21823	0.05151	0.95892

RegionLleida:Crop configuration	0.353084	0.17490	0.17560	2.01074	0.04435
RegionOntario:Crop configuration	0.275113	0.21237	0.21320	1.29039	0.19691
RegionPVDS:Crop configuration	-0.202056	0.18840	0.18916	1.06818	0.28544
Crop composition (Shannon diversity of crop)	-0.011535	0.02399	0.02406	0.47950	0.63158
Crop configuration:Wood	-0.000122	0.01489	0.01495	0.00813	0.99352
Crop composition:Crop configuration	0.003169	0.01424	0.01427	0.22211	0.82423
Crop composition:Wood	-0.000513	0.00741	0.00744	0.06897	0.94501

Fig. 8 Gamma diversity final model (Model 5)

a. Effect of wood and compositional heterogeneity on gamma diversity



b. Effect of nitrogen input and compositional heterogeneity on gamma diversity

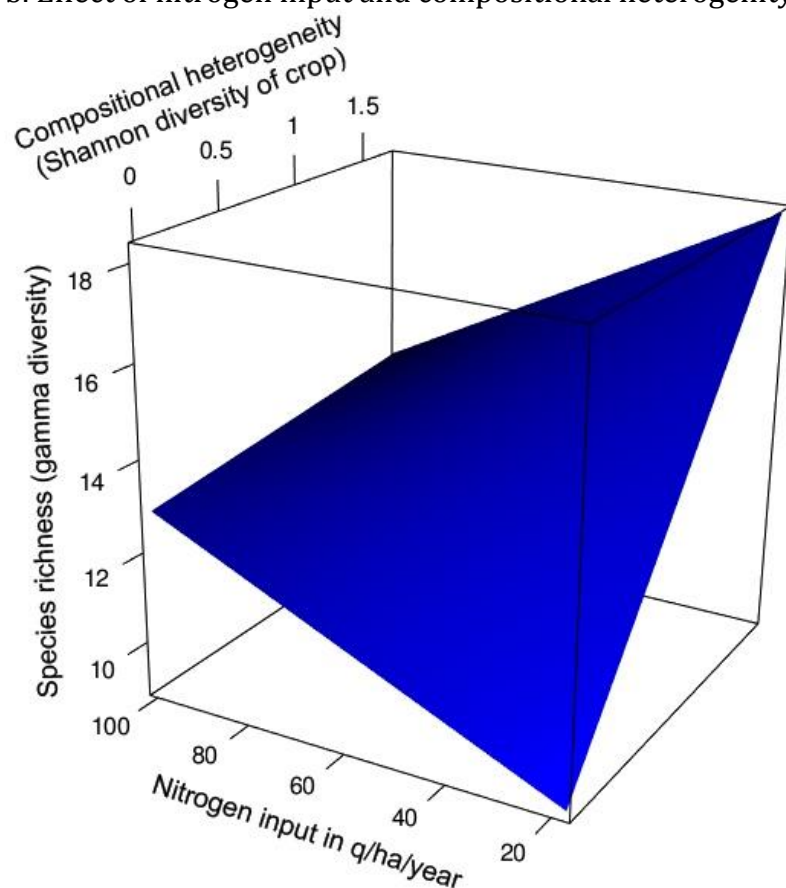


Table 2.

a. Model averaging on final model (Gamma diversity) –Model 5

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	13.4208	0.327	0.328	40.921	0.000000 ***
Nitrogen	-0.1648	0.359	0.361	0.457	0.647583
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.8630	0.307	0.308	2.801	0.005101 **
Latitude	0.6028	0.337	0.338	1.781	0.074873 .
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.7674	0.394	0.395	1.943	0.052059 .
Longitude	1.5296	0.460	0.461	3.315	0.000916 ***
Built area	0.7830	0.255	0.256	3.060	0.002213 **
Wood	2.7056	0.319	0.320	8.449	0.000000 ***
Nitrogen:Crop composition	-0.7063	0.295	0.296	2.383	0.017168 *
Nitrogen:Crop configuration	0.8647	0.494	0.496	1.743	0.081334 .
Crop composition:Wood	1.0148	0.290	0.291	3.490	0.000483 ***
Crop configuration:Wood	-0.2123	0.271	0.272	0.779	0.435926
Crop composition:Crop configuration	0.3749	0.358	0.359	1.045	0.296253
Nitrogen:Wood	0.0995	0.278	0.279	0.357	0.721436

b. Model averaging on final model (full model) (Gamma diversity) –Model 5

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	13.4208	0.327	0.328	40.921	0.000000 ***
Nitrogen	-0.1604	0.356	0.357	0.450	0.652888
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.8630	0.307	0.308	2.801	0.005101 **
Latitude	0.4231	0.395	0.395	1.070	0.284631
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.7674	0.394	0.395	1.943	0.052059 .
Longitude	1.5296	0.460	0.461	3.315	0.000916 ***
Built area	0.7830	0.255	0.256	3.060	0.002213 **
Wood	2.7056	0.319	0.320	8.449	0.000000 ***
Nitrogen:Crop composition	-0.6466	0.344	0.345	1.874	0.060878 .
Nitrogen:Crop configuration	0.5513	0.573	0.574	0.960	0.336982
Crop composition:Wood	1.0148	0.290	0.291	3.490	0.000483 ***
Crop configuration:Wood	-0.0515	0.162	0.162	0.318	0.750833
Crop composition:Crop configuration	0.1431	0.286	0.287	0.499	0.618024
Nitrogen:Wood	0.0178	0.124	0.124	0.144	0.885834

Fig. 9 Effect of wood and crop configuration on intra-landscapes beta-diversity (Model 5)

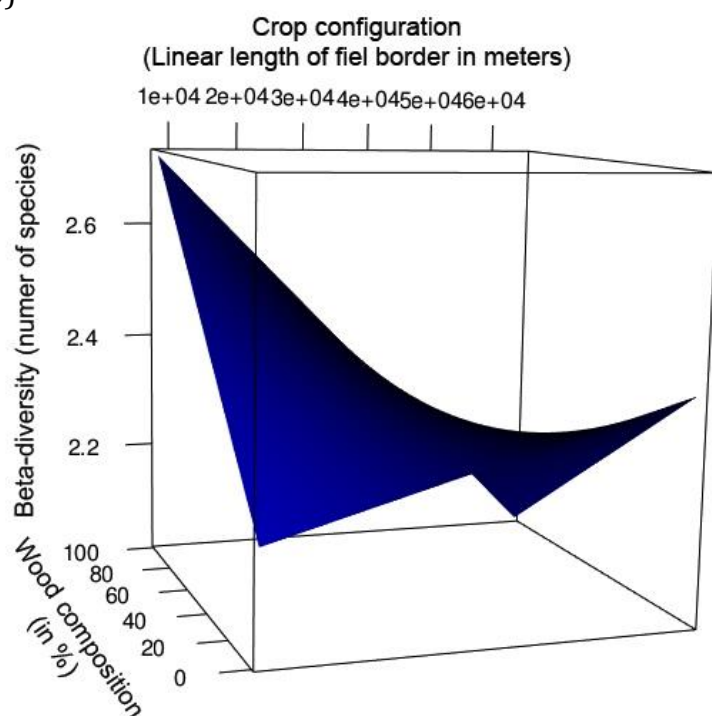


Table 3

a. Model averaging on final model (Beta diversity)-Model 5

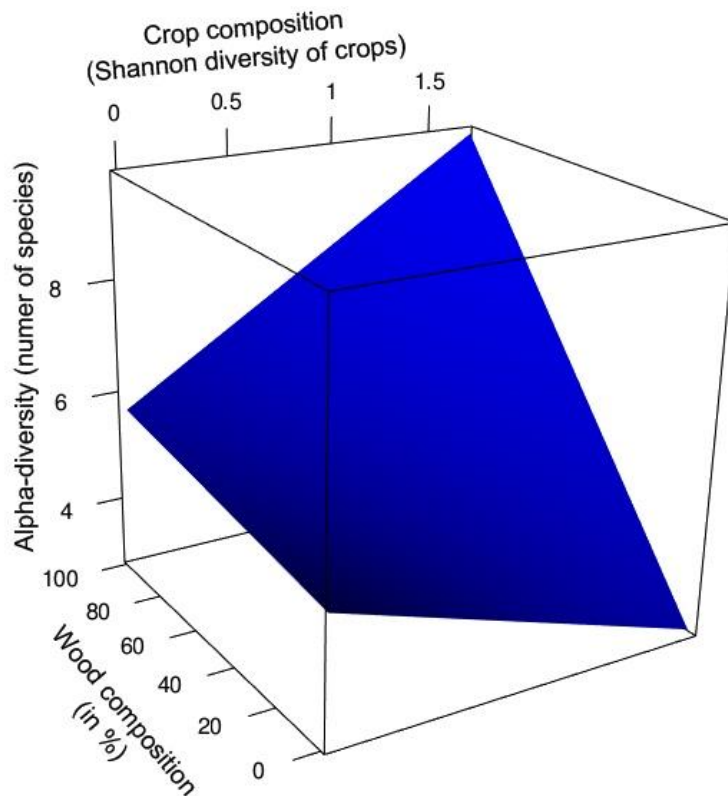
	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	2.3469	0.0294	0.0295	79.557	0.000000 ***
Nitrogen	0.0467	0.0316	0.0317	1.472	0.141012
Latitude	-0.1115	0.0318	0.0320	3.490	0.000482 ***
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.0766	0.0388	0.0389	1.969	0.049002 *
Longitude	0.1033	0.0433	0.0435	2.376	0.017516 *
Wood	0.0393	0.0295	0.0296	1.330	0.183520
Nitrogen:Crop configuration	-0.0745	0.0457	0.0458	1.624	0.104339
Crop configuration:Wood	-0.0722	0.0267	0.0268	2.694	0.007051 **
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.0345	0.0287	0.0288	1.199	0.230608
Nitrogen:Wood	-0.0281	0.0271	0.0272	1.032	0.301996
Nitrogen:Crop composition	0.0176	0.0277	0.0278	0.634	0.526334
Crop composition:Crop configuration	0.0167	0.0288	0.0289	0.578	0.563557
Crop composition:Wood	0.0139	0.0271	0.0272	0.512	0.608957

b. Model averaging on final model (full model) (Beta diversity)- Model 5

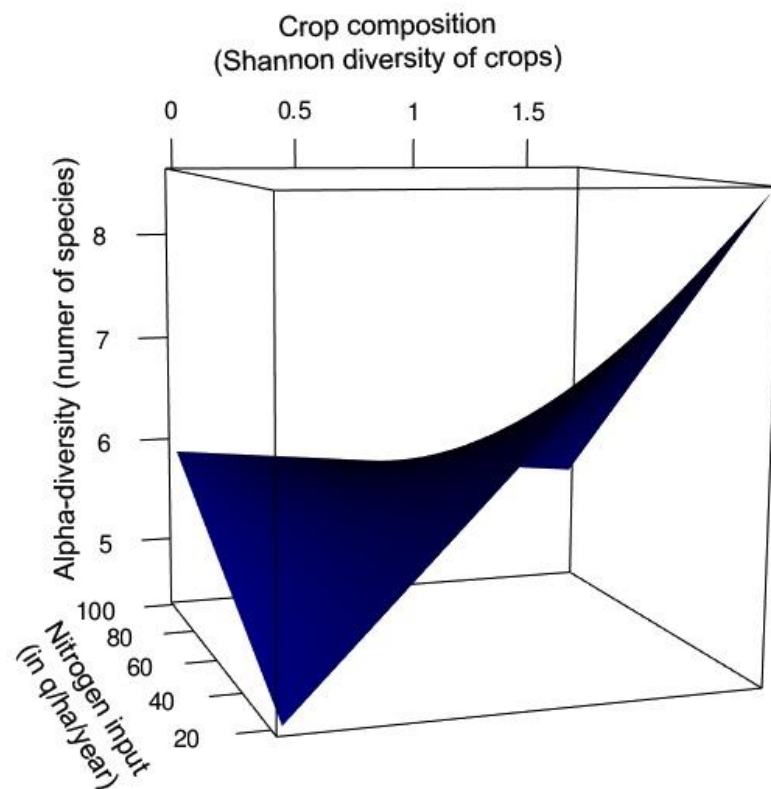
	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	2.34685	0.02940	0.02950	79.557	0.000000 ***
Nitrogen	0.04128	0.03326	0.03336	1.238	0.215881
Latitude	-0.11152	0.03184	0.03195	3.490	0.000482 ***
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.07660	0.03879	0.03891	1.969	0.049002 *
Longitude	0.10047	0.04592	0.04605	2.182	0.029114 *
Wood	0.03934	0.02947	0.02958	1.330	0.183520
Nitrogen:Crop configuration	-0.03994	0.04998	0.05007	0.798	0.424990
Crop configuration:Wood	-0.07224	0.02671	0.02681	2.694	0.007051 **
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.02047	0.02787	0.02793	0.733	0.463581
Nitrogen:Wood	-0.00876	0.01998	0.02002	0.438	0.661667
Nitrogen:Crop composition	0.00212	0.01117	0.01120	0.189	0.850090
Crop composition:Crop configuration	0.00169	0.01044	0.01047	0.161	0.871918
Crop composition:Wood	0.00112	0.00859	0.00861	0.131	0.896156

Fig. 10

a. Effect of wood and crop composition on alpha-diversity - Model 5



b. Effect of the amount of nitrogen input and crop composition on alpha-diversity - Model 5



- c. Effect of the amount of nitrogen input and crop configuration on alpha-diversity-
Model 5

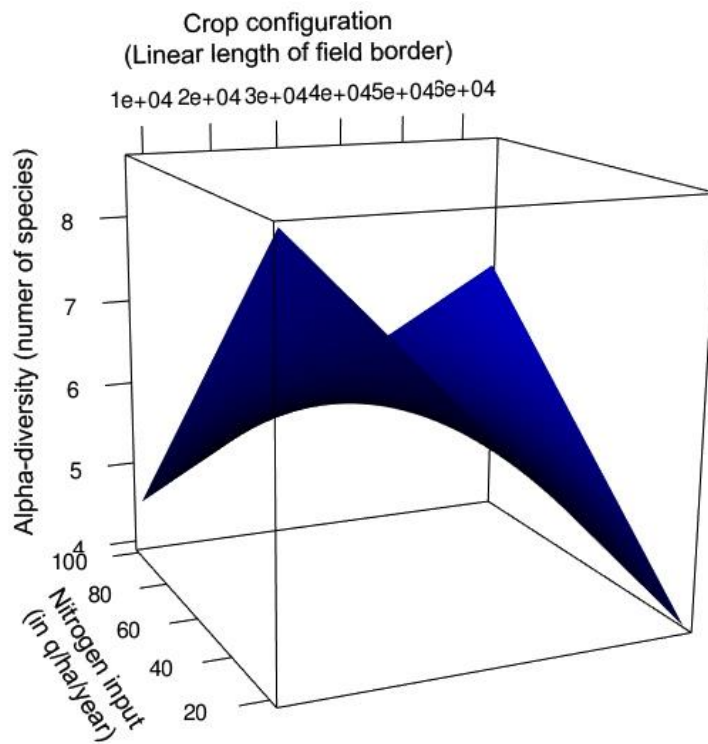


Table 4.

a. Model averaging on final model (Alpha diversity)- Model 5

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	5.97990	0.141	0.141	42.3595	0.00e+00 ***
Nitrogen	-0.28436	0.166	0.166	1.7098	8.73e-02 .
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.27480	0.142	0.143	1.9262	5.41e-02 .
Latitude	0.66749	0.160	0.161	4.1556	3.24e-05 ***
Crop configuration (Linear length of field border)	0.01450	0.184	0.185	0.0785	9.37e-01
Longitude	0.32927	0.215	0.216	1.5250	1.27e-01
Built area	0.26851	0.121	0.122	2.2075	2.73e-02 *
Wood	1.17286	0.145	0.146	8.0452	0.00e+00 ***
Nitrogen:Crop composition	-0.34100	0.133	0.134	2.5485	1.08e-02 *
Nitrogen:Crop configuration	0.62463	0.230	0.231	2.7044	6.84e-03 **
Crop composition:Wood	0.43869	0.130	0.131	3.3533	7.99e-04 ***
Nitrogen:Wood	0.12060	0.136	0.137	0.8833	3.77e-01
Crop configuration:Wood	0.12633	0.133	0.133	0.9480	3.43e-01
Crop composition:Crop configuration	-0.00676	0.164	0.164	0.0412	9.67e-01

b. Model averaging on final model (full model) (Alpha diversity)- Model 5

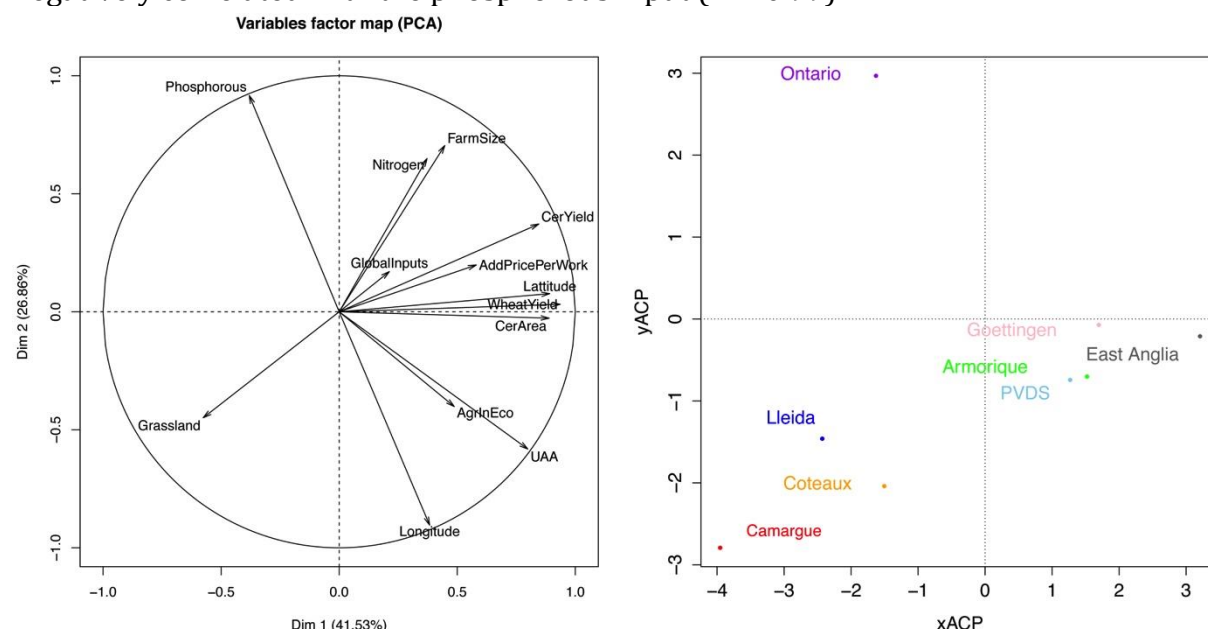
	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	5.97990	0.1406	0.1412	42.3595	0.00e+00 ***
Nitrogen	-0.28436	0.1658	0.1663	1.7098	8.73e-02 .
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.27480	0.1421	0.1427	1.9262	5.41e-02 .
Latitude	0.66749	0.1600	0.1606	4.1556	3.24e-05 ***
Crop configuration (Linear length of field border)	0.01450	0.1842	0.1848	0.0785	9.37e-01
Longitude	0.17946	0.2282	0.2287	0.7848	4.33e-01
Built area	0.26851	0.1212	0.1216	2.2075	2.73e-02 *
Wood	1.17286	0.1452	0.1458	8.0452	0.00e+00 ***
Nitrogen:Crop composition	-0.34100	0.1333	0.1338	2.5485	1.08e-02 *
Nitrogen:Crop configuration	0.62463	0.2301	0.2310	2.7044	6.84e-03 **
Crop composition:Wood	0.43869	0.1303	0.1308	3.3533	7.99e-04 ***
Nitrogen:Wood	0.03652	0.0931	0.0934	0.3912	6.96e-01
Crop configuration:Wood	0.04337	0.0982	0.0985	0.4405	6.60e-01
Crop composition:Crop configuration	-0.00141	0.0747	0.0750	0.0188	9.85e-01

Electronic Supplementary Material

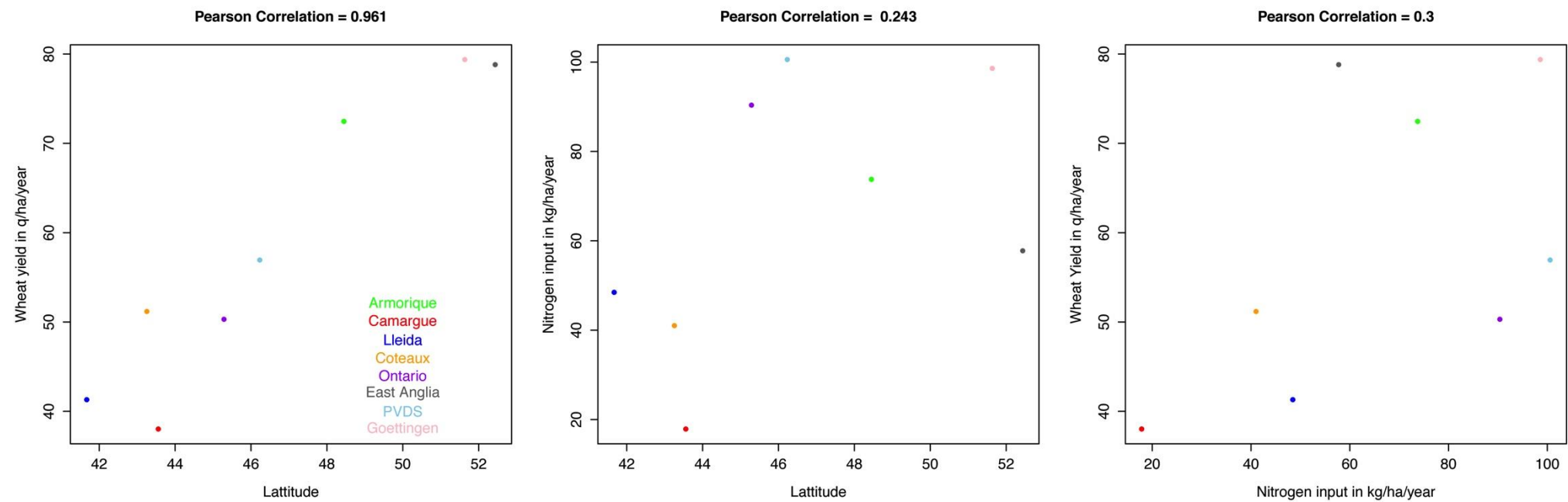
ESM1- Intensification metrics

a. PCA on intensification metrics (at the regional scale)

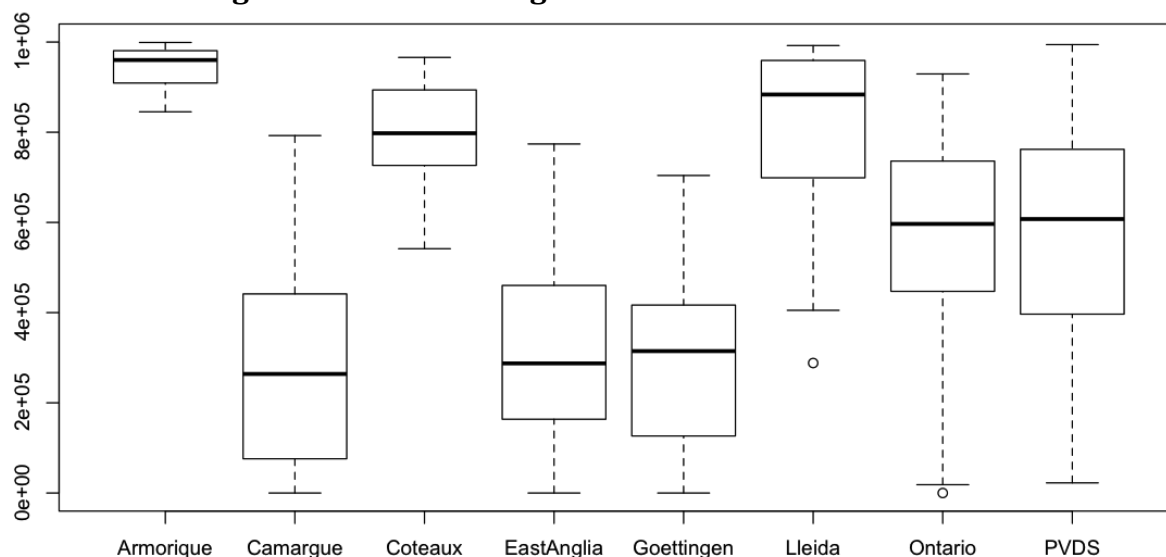
To assess intensification level, different indices were considered, regarding the amount of chemical input used (Phosphorous, Nitrogen) in kg/ha/year, the average input expenditures (GlobalInputs) in eur/ha, the yield of winter wheat (WheatYield) and other cereals (CerYield) in q/ha/year, the utilized agricultural area (UAA) (% UAA per total area), the relative proportion of grassland (Grassland) and cereal (CerArea) (in % UAA), the area in hectares of utilised agricultural area per agricultural holding (FarmSize), the share of agriculture in the economy, gross value added at basic prices (% of total value added) (AgrInEco) or the gross value added at basic prices per annual work unit (AddPricePerWork). The mean longitude and latitude of each region were also considered. As expected, strong correlations were observed between most of the indices, even if some variables like the phosphorous input or the share of agriculture in the economy appear less correlated. We also observed a strong correlation between latitude and wheat yield (Pearson correlation, $R=0.96$). Conversely longitude appeared negatively correlated with the phosphorous input ($R= -0.99$).



b. Correlation between metrics



ESM 2 - Wooded gradient between region



ESM 3 - Crop categories

Initial crop categories	Groups used in the analysis (for Shannon computation)
Cereal	Cereal
Fallow	Fallow
Alfalfa	Alfalfa-clover
Clover	Alfalfa-clover
Ryegrass	Ryegrass-Millet-Moha
Millet	Ryegrass-Millet-Moha
Moha	Ryegrass-Millet-Moha
Grassland	Grassland
Rice	Rice
Corn	Spring crops
Sunflower	Spring crops
Sorghum	Spring crops
Soybean	Spring crops
Oileseed rape	Brassicaceae
Mustard	Brassicaceae
Pea	Pea-Bean-Lindseed
Bean	Pea-Bean-Lindseed
Linseed	Pea-Bean-Lindseed
Almond	Tree
Olive	Tree
Orchard	Tree
Vineyard	Tree
Vegetable	Gardening
Sugar beet	Gardening
Asparagus	Gardening
Carrot	Gardening

Onion	Gardening
Parsnip	Gardening
Potato	Gardening
Tomato	Gardening
Melon	Gardening
Strawberry	Gardening
Raspberry	Gardening

ESM 4 – Species list (total and selected)

Initial species list	Selected species list
Accipiter.cooperii	Accipiter.nisus
Accipiter.gentilis	Aegithalos.caudatus
Accipiter.nisus	Agelaius.phoeniceus
Accipiter.striatus	Alauda.arvensis
Acrocephalus.arundinaceus	Alectoris.rufa
Acrocephalus.paludicola	Ammodramus.savannarum
Acrocephalus.palustris	Anthus.campestris
Acrocephalus.schoenobaenus	Anthus.pratensis
Acrocephalus.scirpaceus	Anthus.trivialis
Actitis.macularius	Bombycilla.cedrorum
Aegithalos.caudatus	Burhinus.oedicephalus
Agelaius.phoeniceus	Buteo.buteo
Alauda.arvensis	Buteo.jamaicensis
Alcedo.atthis	Cardinalis.cardinalis
Alectoris.rufa	Carduelis.cannabina
Alopochen.aegyptiaca	Carduelis.carduelis
Ammodramus.savannarum	Carduelis.chloris
Anas.crecca	Certhia.brachydactyla
Anas.platyrhynchos	Cettia.cetti
Anas.strepera	Ciconia.ciconia
Anser.anser	Circus.aeruginosus
Anthus.campestris	Circus.cyaneus
Anthus.pratensis	Circus.hudsonius
Anthus.trivialis	Circus.pygargus
Apus.apus	Cisticola.juncidis
Aquila.chrysaetos	Coccothraustes.coccothraustes
Ardea.alba	Colaptes.auratus
Ardea.cinerea	Coloeus.monedula
Ardea.herodias	Columba.oenas
Ardea.purpurea	Columba.palumbus
Ardeola.ralloides	Contopus.virens
Asio.flammeus	Corvus.brachyrhynchos
Asio.otus	Corvus.corax

Athene.noctua	Corvus.corone
Aythya.fuligula	Corvus.frugilegus
Bartramia.longicauda	Corvus.monedula
Bombycilla.cedrorum	Coturnix.coturnix
Botaurus.stellaris	Cuculus.canorus
Branta.canadensis	Cyanistes.caeruleus
Bubulcus.ibis	Cyanocitta.cristata
Burhinus.oedicephalus	Dendrocopos.major
Buteo.buteo	Dendrocopos.minor
Buteo.jamaicensis	Dolichonyx.oryzivorus
Buteo.lagopus	Dumetella.carolinensis
Buteo.platypterus	Emberiza.calandra
Butorides.virescens	Emberiza.cirulus
Calandrella.brachydactyla	Emberiza.citrinella
Cardinalis.cardinalis	Emberiza.schoeniclus
Carduelis.cannabina	Empidonax.alnorum
Carduelis.carduelis	Empidonax.minimus
Carduelis.chloris	Empidonax.traillii
Cathartes.aura	Eremophila.alpestris
Catharus.fuscescens	Erithacus.rubecula
Catharus.guttatus	Falco.subbuteo
Catharus.ustulatus	Falco.tinnunculus
Certhia.brachydactyla	Fringilla.coelebs
Certhia.familiaris	Galerida.cristata
Cettia.cetti	Galerida.theklae
Charadrius.vociferus	Gallinago.delicata
Chen.caerulescens	Garrulus.glandarius
Chlidonias.hybrida	Geothlypis.trichas
Chroicocephalus.ridibundus	Hippolais.icterina
Ciconia.ciconia	Hippolais.polyglotta
Circaetus.gallicus	Icterus.galbula
Circus.aeruginosus	Lanius.collurio
Circus.cyaneus	Lanius.senator
Circus.hudsonius	Lullula.arborea
Circus.pygargus	Luscinia.megarhynchos
Cisticola.juncidis	Luscinia.svecica
Clamator.glandarius	Melanocorypha.calandra
Coccothraustes.coccothraustes	Melospiza.georgiana
Coccyzus.erythrophthalmus	Melospiza.melodia
Colaptes.auratus	Merops.apiaster
Coloeus.monedula	Milvus.migrans
Columba.livia	Milvus.milvus
Columba.oenas	Mniotilta.varia
Columba.palumbus	Molothrus.ater
Contopus.virens	Motacilla.alba

Coracias.garrulus	Motacilla.flava
Corvus.brachyrhynchos	Muscicapa.striata
Corvus.corax	Myiarchus.crinatus
Corvus.corone	Numenius.arquata
Corvus.frugilegus	Oenanthe.oenanthe
Corvus.monedula	Oriolus.oriolus
Coturnix.coturnix	Parus.major
Cuculus.canorus	Passer.domesticus
Cyanistes.caeruleus	Passer.montanus
Cyanocitta.cristata	Passerculus.sandwichensis
Delichon.urbicum	Passerina.cyanea
Dendrocopos.major	Perdix.perdix
Dendrocopos.minor	Periparus.ater
Dolichonyx.oryzivorus	Petronia.petronia
Dryocopus.pileatus	Phasianus.colchicus
Dumetella.carolinensis	Pheucticus.ludovicianus
Egretta.garzetta	Phoenicurus.ochruros
Emberiza.calandra	Phoenicurus.phoenicurus
Emberiza.cirlus	Phylloscopus.bonelli
Emberiza.citrinella	Phylloscopus.collybita
Emberiza.schoeniclus	Phylloscopus.trochilus
Empidonax.alnorum	Pica.pica
Empidonax.minimus	Picoides.pubescens
Empidonax.traillii	Picoides.villosus
Eremophila.alpestris	Picus.viridis
Erithacus.rubecula	Poecile.atricapillus
Falco.columbarius	Poecetes.gramineus
Falco.naumanni	Prunella.modularis
Falco.subbuteo	Quiscalus.quiscula
Falco.tinnunculus	Regulus.regulus
Ficedula.hypoleuca	Saxicola.rubetra
Fringilla.coelebs	Saxicola.rubicola
Fringilla.montifringilla	Sayornis.phoebe
Fulica.atra	Serinus.serinus
Galerida.cristata	Setophaga.aestiva
Galerida.sp.	Setophaga.pensylvanica
Galerida.theklae	Sialia.sialis
Gallinago.delicata	Sitta.carolinensis
Gallinula.chloropus	Sitta.europaea
Garrulus.glandarius	Sphyrapicus.varius
Gelochelidon.nilotica	Spinus.tristis
Geothlypis.philadelphia	Spizella.pallida
Geothlypis.trichas	Spizella.passerina
Glareola.pratincola	Spizella.pusilla
Grus.grus	Streptopelia.decaocto

Gyps.fulvus	Streptopelia.turtur
Haematopus.ostralegus	Sturnella.magna
Haemorhous.mexicanus	Sturnus.vulgaris
Himantopus.himantopus	Sylvia.atricapilla
Hippolais.icterina	Sylvia.borin
Hippolais.polyglotta	Sylvia.cantillans
Hirundo.daurica	Sylvia.communis
Hirundo.rustica	Sylvia.curruca
Hylocichla.mustelina	Sylvia.hortensis
Icterus.galbula	Sylvia.melanocephala
Junco.hyemalis	Tachycineta.bicolor
Jynx.torquilla	Tetrax.tetrax
Lanius.collurio	Toxostoma.rufum
Lanius.meridionalis	Troglodytes.aedon
Lanius.senator	Troglodytes.troglodytes
Larus.argentatus	Turdus.merula
Larus.canus	Turdus.migratorius
Larus.delawarensis	Turdus.philomelos
Larus.fuscus	Turdus.pilaris
Larus.melanocephalus	Turdus.viscivorus
Larus.michahellis	Tyrannus.tyrannus
Larus.ridibundus	Upupa.epops
Leiothlypis.ruficapilla	Vireo.gilvus
Locustella.luscinioides	Vireo.olivaceus
Locustella.naevia	Zenaida.macroura
Lullula.arborea	
Luscinia.megarhynchos	
Luscinia.svecica	
Megaceryle.alcyon	
Melanocorypha.calandra	
Meleagris.gallopavo	
Melospiza.georgiana	
Melospiza.melodia	
Merops.apiaster	
Milvus.migrans	
Milvus.milvus	
Mimus.polyglottos	
Mniotilta.varia	
Molothrus.ater	
Motacilla.alba	
Motacilla.flava	
Muscicapa.striata	
Myiarchus.crinatus	
Numenius.arquata	
Numenius.phaeopus	

Nycticorax.nycticorax	
Oenanthe.hispanica	
Oenanthe.oenanthe	
Oriolus.oriolus	
Parkesia.noveboracensis	
Parus.major	
Passer.domesticus	
Passer.montanus	
Passerculus.sandwichensis	
Passerina.cyanea	
Pavo.cristatus	
Perdix.perdix	
Periparus.ater	
Pernis.apivorus	
Petronia.petronia	
Phalacrocorax.carbo	
Phasianus.colchicus	
Pheucticus.ludovicianus	
Phoenicopterus.roseus	
Phoenicopterus.ruber	
Phoenicurus.ochruros	
Phoenicurus.phoenicurus	
Phylloscopus.bonelli	
Phylloscopus.collybita	
Phylloscopus.sibilatrix	
Phylloscopus.trochilus	
Pica.pica	
Picoides.pubescens	
Picoides.villosus	
Picus.canus	
Picus.viridis	
Piranga.olivacea	
Plegadis.falcinellus	
Pluvialis.apricaria	
Podiceps.cristatus	
Poecile.atricapillus	
Poecile.montanus	
Poecile.palustris	
Poecetes.gramineus	
Progne.subis	
Prunella.modularis	
Pterocles.alchata	
Pyrrhula.pyrrhula	
Quiscalus.quiscula	
Regulus.ignicapilla	

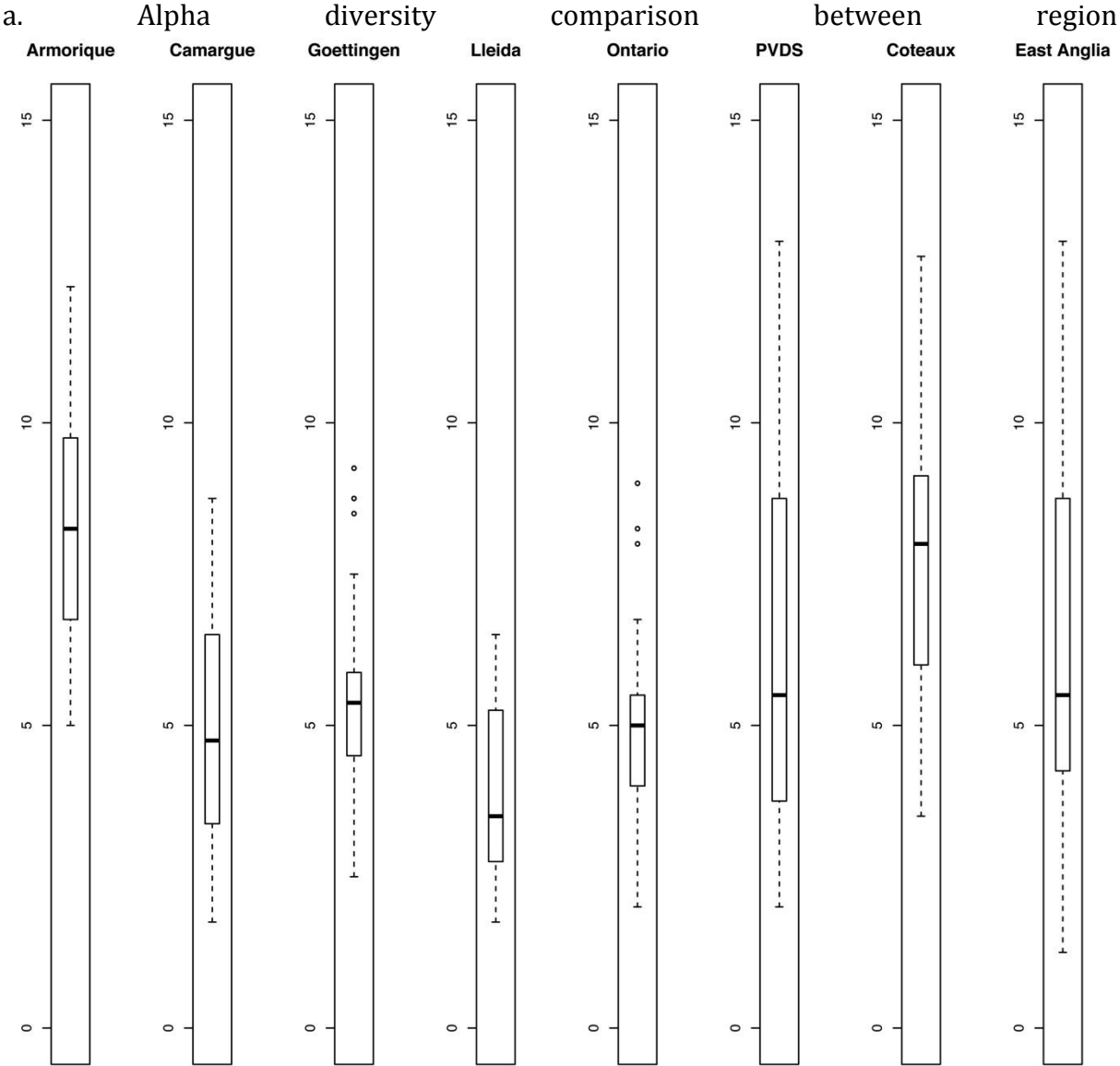
Regulus.regulus	
Remiz.pendulinus	
Riparia.riparia	
Saxicola.rubetra	
Saxicola.rubicola	
Saxicola.torquatus	
Sayornis.phoebe	
Seiurus.aurocapilla	
Serinus.serinus	
Setophaga.aestiva	
Setophaga.americana	
Setophaga.pensylvanica	
Setophaga.ruticilla	
Setophaga.virens	
Sialia.sialis	
Sitta.canadensis	
Sitta.carolinensis	
Sitta.europaea	
Sphyrapicus.varius	
Spinus.pinus	
Spinus.tristis	
Spizella.pallida	
Spizella.passerina	
Spizella.pusilla	
Sterna.hirundo	
Streptopelia.decaocto	
Streptopelia.turtur	
Strix.aluco	
Sturnella.magna	
Sturnus.sp.	
Sturnus.vulgaris	
Sylvia.atricapilla	
Sylvia.borin	
Sylvia.cantillans	
Sylvia.communis	
Sylvia.curruca	
Sylvia.hortensis	
Sylvia.melanocephala	
Tachybaptus.ruficollis	
Tachycineta.bicolor	
Tadorna.tadorna	
Tetrax.tetrax	
Toxostoma.rufum	
Tringa.glareola	
Tringa.nebularia	

Tringa.ochropus	
Troglodytes.aedon	
Troglodytes.troglodytes	
Turdus.merula	
Turdus.migratorius	
Turdus.philomelos	
Turdus.pilaris	
Turdus.sp.	
Turdus.viscivorus	
Tyrannus.tyrannus	
Tyto.alba	
Upupa.epops	
Vanellus.vanellus	
Vireo.gilvus	
Vireo.olivaceus	
Vireo.solitarius	
Zenaida.macroura	
Zonotrichia.albicollis	

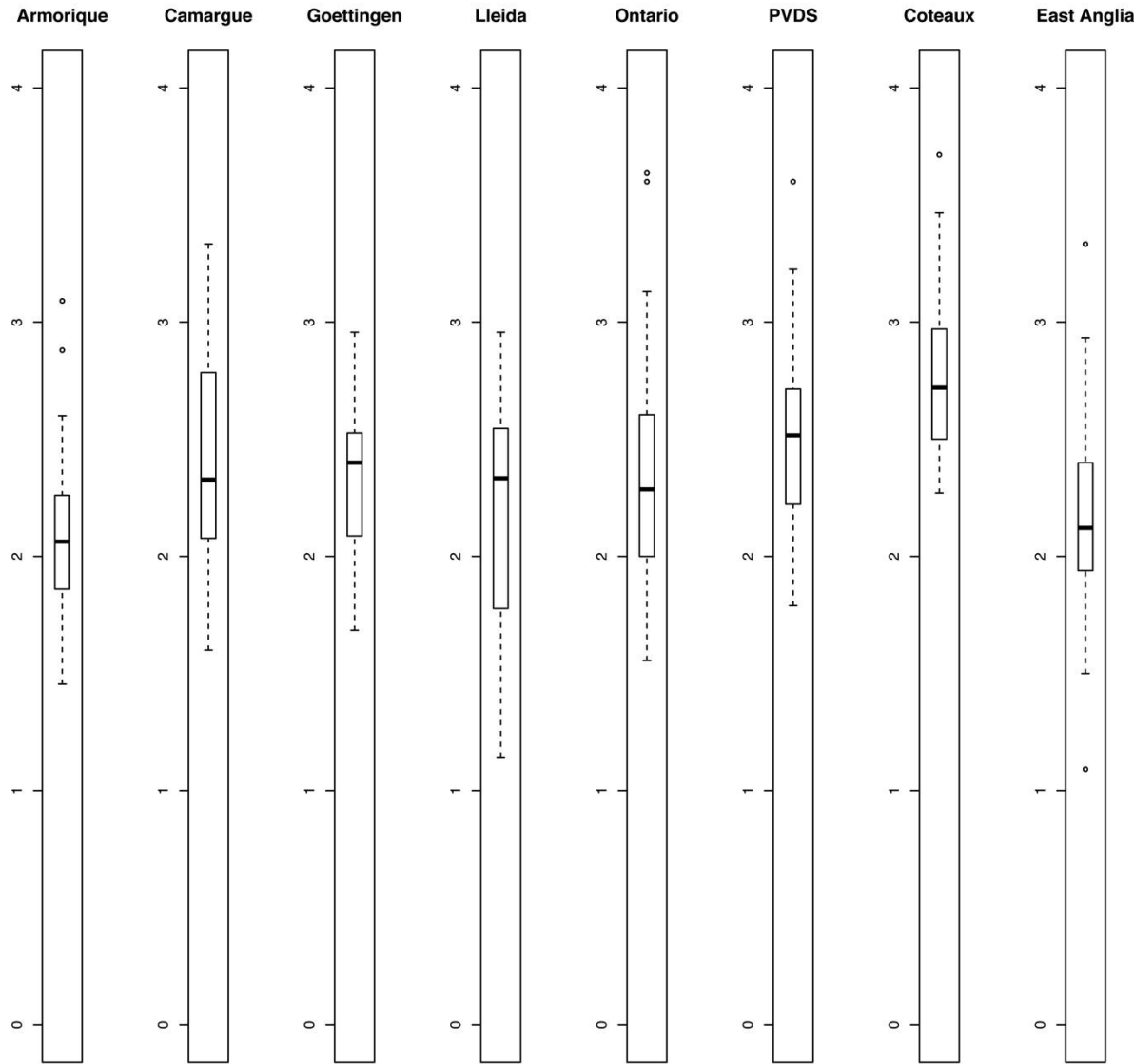
We observe that two points strongly differ for the PVDS region, characterized by the presence of *Burhinus.oedictnemus* and the important proportion of clover.



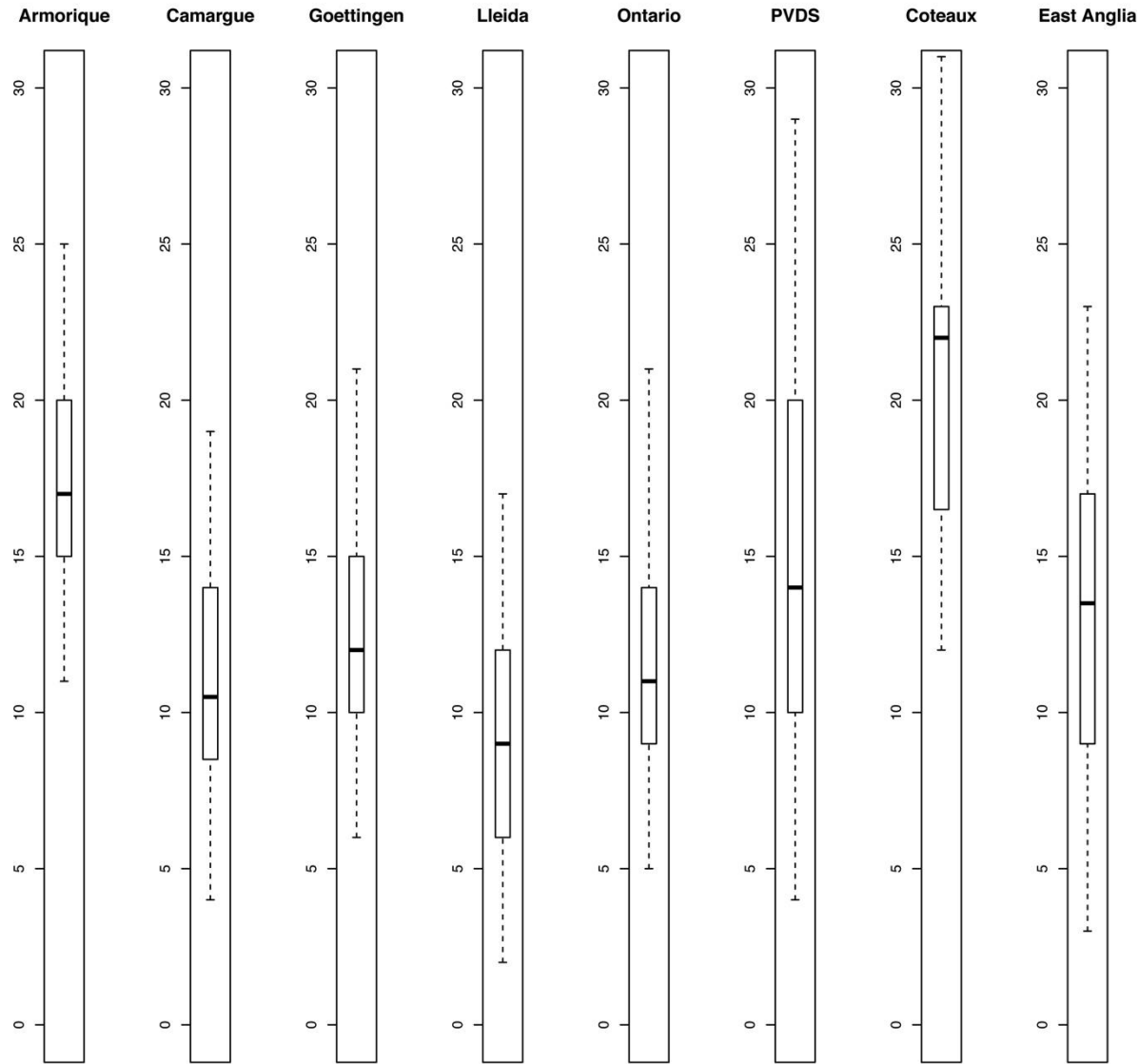
ESM 6 Comparison of diversity index between region



b. Beta diversity comparison between region

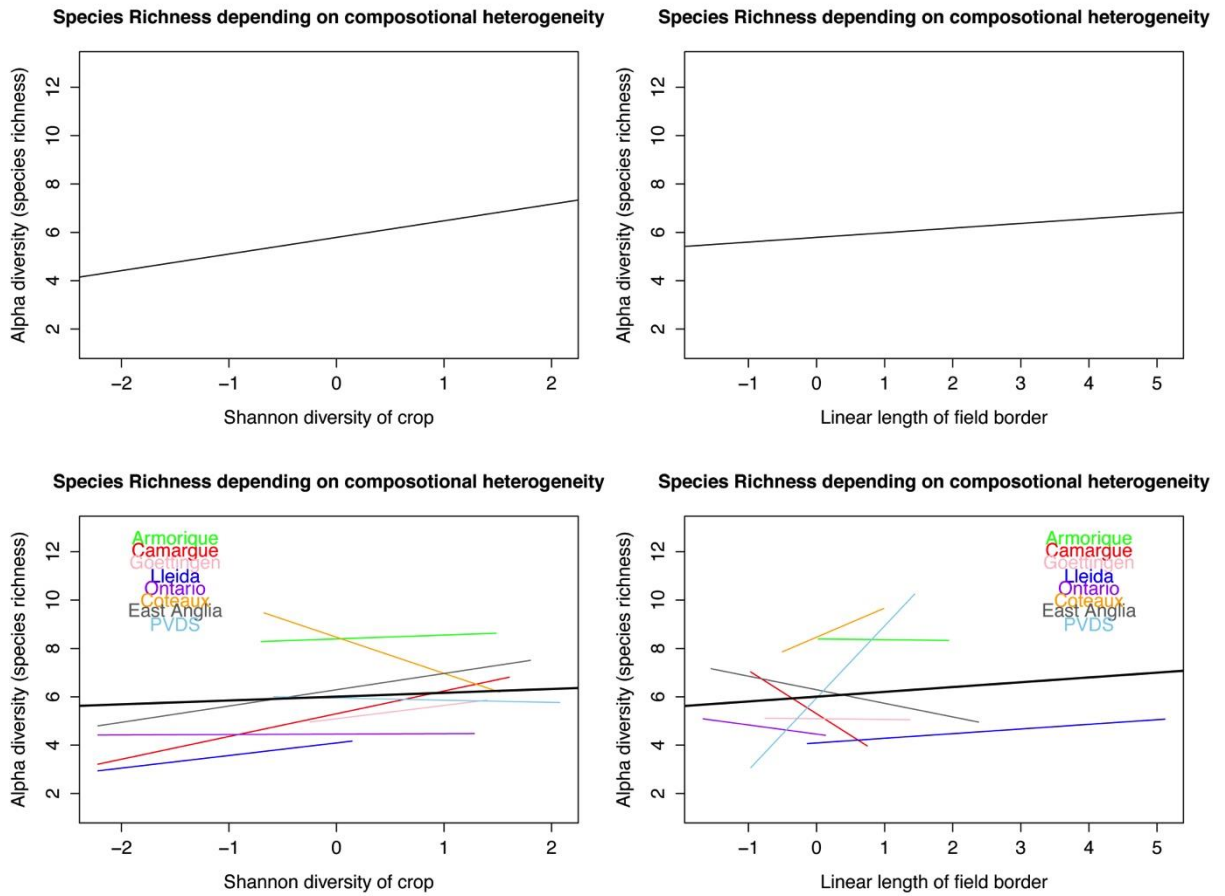


c. Gamma diversity comparison between region

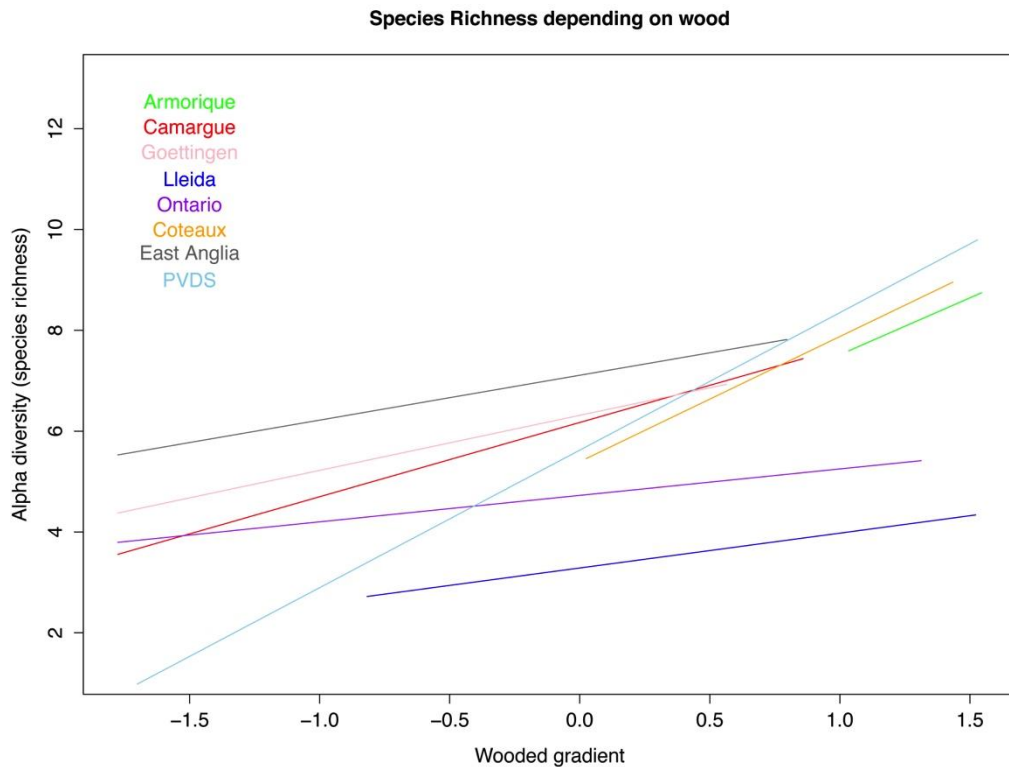


ESM 7

a. Global effect of heterogeneity metrics (Model 1a) and interaction effect with region (Model 1b) - Alpha diversity model

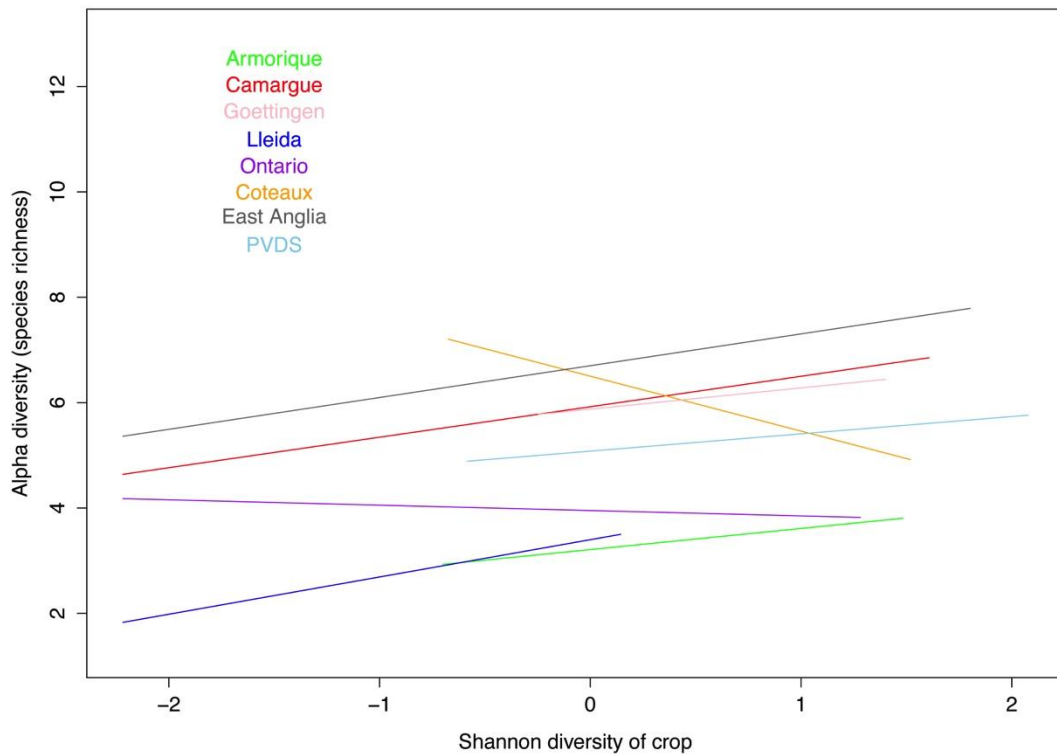


b. Diversity according to wood proportion (Model 2b) - Alpha diversity model



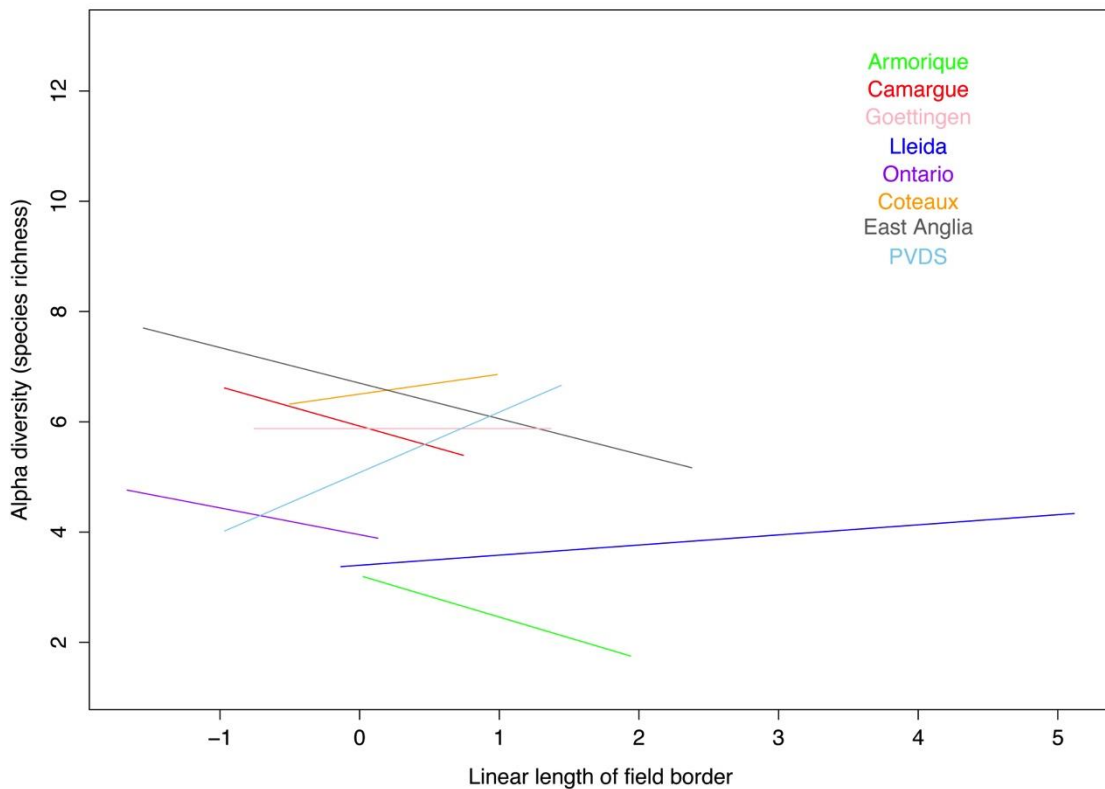
c. Diversity according to the two heterogeneity gradients (composition and configuration), Model 3b - Alpha diversity model (crop composition)

Species Richness depending on compositional heterogeneity



d. Diversity according to the two heterogeneity gradients (composition and configuration), Model 3b - Alpha diversity model (crop configuration)

Species Richness depending on configurational heterogeneity



e. Model averaging (Model 4) -Alpha diversity

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	5.0759	3.855	3.870	1.3114	0.190
RegionCamargue	1.0881	3.891	3.906	0.2786	0.781
RegionCoteaux	0.1479	4.020	4.036	0.0366	0.971
RegionEastAnglia	1.9931	3.873	3.888	0.5126	0.608
RegionGoettingen	1.1601	3.897	3.913	0.2965	0.767
RegionLleida	-1.5410	3.962	3.978	0.3874	0.698
RegionOntario	-0.3443	3.859	3.874	0.0889	0.929
RegionPVDS	0.4354	3.864	3.879	0.1122	0.911
Built area	0.1502	0.124	0.124	1.2075	0.227
Wood	2.3744	2.801	2.812	0.8442	0.399
RegionCamargue:Wood	-0.9656	2.845	2.856	0.3381	0.735
RegionCoteaux:Wood	0.1985	3.031	3.043	0.0652	0.948
RegionEastAnglia:Wood	-1.5087	2.831	2.842	0.5308	0.596
RegionGoettingen:Wood	-1.2859	2.869	2.880	0.4465	0.655
RegionLleida:Wood	-1.6706	2.855	2.867	0.5828	0.560
RegionOntario:Wood	-1.8460	2.827	2.839	0.6503	0.515
RegionPVDS:Wood	0.3760	2.815	2.827	0.1330	0.894
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.2226	0.150	0.150	1.4818	0.138
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.1626	0.190	0.191	0.8515	0.394
Crop composition:Wood	0.0715	0.155	0.156	0.4587	0.646
Crop configuration:Wood	0.1753	0.188	0.188	0.9310	0.352
Crop composition:Crop configuration	0.0757	0.147	0.148	0.5117	0.609

f. Model averaging on model 4-Full model (Alpha diversity)

	Estimate	Std. Error	Adjusted SE	z value	P-value
Intercept	5.07586	3.8551	3.8705	1.3114	0.190
RegionCamargue	1.08812	3.8908	3.9063	0.2786	0.781
RegionCoteaux	0.14786	4.0198	4.0359	0.0366	0.971
RegionEastAnglia	1.99308	3.8727	3.8882	0.5126	0.608
RegionGoettingen	1.16011	3.8973	3.9129	0.2965	0.767
RegionLleida	-1.54104	3.9623	3.9780	0.3874	0.698
RegionOntario	-0.34434	3.8587	3.8741	0.0889	0.929
RegionPVDS	0.43537	3.8636	3.8791	0.1122	0.911
Built area	0.15015	0.1239	0.1244	1.2075	0.227
Wood	2.37436	2.8013	2.8124	0.8442	0.399
RegionCamargue:Wood	-0.96564	2.8449	2.8563	0.3381	0.735
RegionCoteaux:Wood	0.19849	3.0312	3.0433	0.0652	0.948
RegionEastAnglia:Wood	-1.50867	2.8311	2.8423	0.5308	0.596
RegionGoettingen:Wood	-1.28592	2.8686	2.8800	0.4465	0.655
RegionLleida:Wood	-1.67064	2.8551	2.8666	0.5828	0.560

RegionOntario:Wood	-1.84598	2.8273	2.8386	0.6503	0.515
RegionPVDS:Wood	0.37602	2.8154	2.8266	0.1330	0.894
Crop composition (Shannon diversity of crop)	0.13156	0.1588	0.1591	0.8269	0.408
Crop configuration (Linear length of field border)	-0.07281	0.1508	0.1512	0.4815	0.630
Crop composition:Wood	0.00900	0.0600	0.0602	0.1495	0.881
Crop configuration:Wood	0.02090	0.0861	0.0863	0.2421	0.809
Crop composition:Crop configuration	0.00361	0.0360	0.0361	0.1000	0.920

PARTIE III

Avant-Propos et résumé du chapitre III :

Nous avons montré dans le chapitre II l'influence de l'hétérogénéité des milieux agricoles sur la richesse locale et régionale des communautés d'oiseaux. Cependant un autre aspect de la diversité qui mérite attention est la diversité intra-régionale ou beta-diversité. Une hypothèse ainsi émise sur les risques potentiels d'une perte d'hétérogénéité des milieux agricoles est le risque d'homogénéisation biotique des communautés. La simplification des paysages pourraient ainsi conduire à une augmentation de la similarité entre les communautés locales et donc à la perte du caractère unique de chacun des sites. Cette homogénéisation résulterait par exemple de la perte de certaines espèces spécialistes ou de la colonisation par des espèces généralistes. La beta-diversité est donc intéressante en soi pour des questions de conservation. Mais au de-là de la seule diversité spatiale, la variabilité temporelle des communautés, plus rarement prise en compte est également d'une grande importance en matière de conservation. Ainsi se demander comment varie la composition en espèces en réponse à la variabilité du milieu est également fondamental pour estimer l'impact des perturbations sur la stabilité des communautés, ainsi que pour estimer leur résistance et résilience face à ces pressions. Les milieux agricoles très fortement changeant et fréquent perturbés représentent ainsi des écosystèmes idéals pour étudier ces questions.

Nos résultats mettent ainsi en avant que les communautés locales sont composées d'un faible nombre d'espèces (diversité plus faible qu'attendue par une distribution aléatoire des individus) témoignant d'une agrégation locale des espèces. La diversité beta constitue l'essentiel de la diversité et l'on observe globalement une plus grande beta-diversité spatiale que temporelle. Cependant la composante spatio-temporelle apparaît relativement importante indiquant que les dimensions spatiales et temporelles dans l'assemblage des communautés sont difficilement différenciables. Nos modèles montrent que la contribution locale de chacun des sites à la beta-diversité spatiale varie fortement d'une année sur l'autre et semble peu dépendante des caractéristiques environnementales de ces sites. Seule la proximité d'une zone urbaine semble jouer sur le caractère unique des sites (et donc contribue plus fortement à la beta-diversité) du fait du pool d'espèces spécifiques présent dans ces milieux. En revanche nous mettons en avant des facteurs stabilisants des communautés dans le temps. Ainsi la présence d'éléments boisés ainsi qu'une configuration complexe des paysages (parcelles de petites tailles avec linéaire de bordure important) contribuerait à stabiliser les communautés dans le temps. Une composition complexe des paysages pourrait également être favorable mais ne ressort pas significatif dans nos modèles (tendance). Ainsi on suppose que la présence d'éléments pérennes du paysages (haies, bois) ainsi que des paysages constitués de petites parcelles rendrait le paysage plus prédictible d'une année sur l'autre (plus de probabilité d'avoir un habitat favorable quand on a beaucoup de parcelles) ce qui expliquerait cet effet stabilisant sur les communautés. Finalement, nos modèles montrent que la variabilité des espèces d'oiseaux affiliés aux éléments boisés semble plus influencée par l'environnement par opposition aux oiseaux des milieux ouverts dont la variabilité temporelle semble plus aléatoire. Ces résultats vont dans le sens de ceux du chapitre 1 montrant une forte structuration par l'environnement des espèces de milieux fermés par opposition aux espèces de milieux ouverts davantage structurées par des processus de dispersion. Ces phénomènes de dispersion pourraient ainsi expliquer la variabilité interannuelle plus aléatoire des espèces de milieux ouverts.

Landscape heterogeneity affects spatial versus temporal turnovers in farmland bird communities

Laura Henckel¹, Nicolas Mouquet², Vincent Devictor², Vincent Bretagnolle^{1,3}

¹ *Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 CNRS & Université de La Rochelle, 79360, Beauvoir sur Niort, FRANCE*

² *CNRS, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM), FRANCE*

³ *LTER « ZA Plaine & Val de Sèvre », CNRS-CEBC, F-79360, Beauvoir sur Niort, France*

INTRODUCTION

Measuring the variation of species composition in space and time is a fundamental question in ecology. Although beta-diversity have initially be defined for spatial dimension (as change in species composition among sites, Whittaker, 1960), there is a growing interest of understanding processes that drive temporal turnover of communities (Shimadzu *et al.*, 2015). Indeed, quantifying the species composition variation, according to the variability of environmental conditions can be very useful to define conservation priorities, predict the response of communities to environmental changes, or estimate the resistance or resilience after disturbance (Jost, Chao & Chazdon, 2011). This issue is particularly critical in highly disturbed habitats like agro-ecosystems. Numerous studies have shown a strong decline of biodiversity due to the intensification of agricultural practices leading to a decrease in habitat heterogeneity (see the review of Benton *et al.*, 2003). Indeed the increase of the mean field size, the loss of semi-natural habitats and the reduction of crop diversity resulting from regional specialisation, as well as the temporal simplification of crop rotations (Tscharntke *et al.*, 2005) have led to habitat homogenization. In addition, negative impact of pesticides or chemical inputs, accompanying the intensification, have further threaten biodiversity (Bird: Chamberlain *et al.*, 2000; Newton, 2004; Arthropods: Hole *et al.*, 2005; Plants, Hole *et al.*, 2005).

A commonly used hypothesis is that complex landscapes can support more species due to spatial (and temporal) landscape complementation effect (Farhig *et al.*, 2011). Furthermore more diverse communities are supposed to be more stable (portfolio effect: Tilman *et al.*, 1998), as well as the potential ecological functions supported by these communities (insurance hypothesis, Yachi and Loreau, 1999). These hypotheses have however been poorly tested or supported so far, and especially very few have focus on crop diversity effect, and even fewer have assessed the effect on temporal stability of ecological communities (but Devictor 2007 who found that the diversity of semi-natural habitat in the surrounding landscape increase the species richness stability of the community). Our aim in this study is to test whether spatial landscape heterogeneity has a stabilising effect on community dynamic, and thus acts as an insurance (in the same way of species richness in the insurance hypothesis). Different measures of heterogeneity will be tested, including crop composition and configuration, as well as the effect of semi-natural components in the landscape.

As a high number of indices have been developed to quantify the dissimilarity between two or more communities or to measure the turnover of species along an environmental gradient, one difficulty is to choose among this diversity of indices the most relevant according to the ecological question. This choice is usually a trade-off between synthetic easily handling and more accurate indices taking into account more information (like the identity of the species or their relative abundance). Using complementary indices may thus be more relevant: here, both synthetic and more detailed indices will be used to first characterize global patterns, and then interpret the results in regard to species identity and environmental variables. Diversity will be assessed at different spatial and temporal scales to highlight the dominant processes in community structuration. To take into account the fact that communities can be composed of a high number of species exhibiting different behaviour, and so responding to different processes, analyses will be repeated by species groups. Moreover, we know that structuring processes of communities can also depend on habitat type. For example, Henckel *et al.* (under review) propose that farmland bird community can be more structured by species sorting process in stable landscapes whereas mass effect process seems dominant in more unstable landscapes. To assess this hypothesis, analyses will also be repeated by landscape type.

Our main objective here will be to assess how spatio-temporal variations in landscape elements affect spatial and temporal changes in farmland bird communities. Between the two main approaches to characterise beta-diversity (directional turnover along an environmental gradient vs non-directional variation of species between communities, see Anderson *et al.*, 2011), we choose to focus on the second approach to assess variance between sampling units without define a priori a specific directional gradient. We will first use a beta-diversity index derived from alpha and gamma diversity in way to analyses diversity pattern at different spatial and temporal scales in a nested design. Then beta-diversity will be defined independently of local and regional diversity, using an approach based on variance, taking into account the identity and the abundance of each species.

As bird community are fairly diverse (in behaviour and functional traits) and strongly respond to landscape scale processes, and since agro-ecosystems are heterogeneous and temporally variable, farmland birds constitute an appropriate biological system to address such issues. Specifically, we test if bird communities are more stable in landscapes with a high proportion of perennial semi-natural components (hedgerows, forest) and pluri-annual crops (grassland, alfalfa), i.e. landscapes that are supposedly more stable. We also assess if landscapes with a high crop diversity (compositional heterogeneity) and small field size with numerous field borders (high configurational heterogeneity) can contribute to stabilise communities, as established at higher spatial scale (Devictor 2007). Finally, using more homogeneous bird communities within our data set (i.e., communities sharing habitat features), we will try to characterize more specific patterns according to species traits. Species groups were defined according to their habitat preferences along a wooded gradient. As open-land are strongly variable through time, we suppose that open land species will have a stronger temporal variability than species of wooded area.

MATERIAL & METHODS

Study area

The study was conducted in central western France (south of the Deux-Sèvres district in the Poitou-Charentes Region) in the Long Term Ecological Research (LTER) area “Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre”, (France; 46.23°N, 0.41 W, Fig. 1), which is an intensive agro-ecosystem. The mean field size is 3.7 ha and the main crops are winter cereal (essentially

wheat and barley) representing 38.6 % of the cropped area, sunflower (10.1 %), rapeseed (9.2 %), maize (8.5 %), grassland (7.2 %) and alfalfa (5.1%). In the whole study area (429 km², ie. 11 000 fields, 450 farmers), land use has been recorded twice per year, in April and June, corresponding to early-harvested and late-sowed crops. All data are geo-referenced and mapped into a GIS geodatabase on vector maps, using Arc Map version 9.3 in ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, California). Landscape variables were grouped in 11 categories: 9 crop types (Cereals, Mustard/Rapeseed, Sunflower, Maize, RayGrass, Pea-flax-field beans, Grassland, Alfalfa, Others crops (<2% of crops)), and two other variables (Forest/hedgerows and Urban/Peri-Urban). The linear length of road/path was also included.

Bird point counts

We surveyed breeding birds using point counts, repeated twice a year during the breeding season, during 6 years, from 2009 to 2014. In total 260 points counts were surveyed, distributed on the whole area about each square kilometer, for a total of 12 repetitions per points (see Fig. 1). We recorded the abundance of each species within a 200 meters radius during 5 minutes. The analysis was conducted on 64 species on the 105 recorded (we excluded the rare and non-breeding species as well as too important group (flying or feeding; see ESM1).

Landscape procedures

A previous study (Henckel *et al.*, under review) conducted on the same data set, evaluated that the bird communities more strongly responded to local environmental variables (in a 200 m buffer). So we assessed the landscape composition around each point count at this scale, ie. the percentage of each land use categories and the linear length of road/paths in the buffer. Because we assessed the temporal variation per point, land use was not constant over the study period. So we assessed both the effect of the mean composition and the variation (standard deviation) across the 6 years (for each category). Spatial data were treated using Quantum GIS version 1.7.3 (Development Team 2002-2010).

Statistical analyses

Analysing the structuration of ecological community requires adapted tools and the choice of appropriate indices. Beta-diversity can be computed in many different ways. But most beta-diversity indices are highly dependent of the size of the species pool (gamma diversity), make it difficult to compare different study sites varying in species richness. Indeed, most of them derive directly from the relation between alpha and gamma by additive ($\beta = \gamma - \alpha_{\text{mean}}$, Lande, 1996) or multiplicative relationship ($\beta = \gamma \times \alpha_{\text{mean}}$, Whittaker 1960, Jost, 2007). These indices are easily calculable and can have interesting properties but can be hardly comparable between different sites, especially when there is highly different species pool. Different solutions have been proposed to deal with this issue. First, Jost 2007, Baselga, 2010, Tuomisto, 2010 and Chalmardrier *et al.*, 2015 recommend to preferentially use multiplicative law, as it allows producing estimates of β -diversity that are independent of α and γ when diversity indices are computed from an equivalent number (Hill 1973). Here the meaning of “independence” is not related to real statistical independence, but implies that any value of alpha is compatible with any value of beta, and knowing only alpha do not provide information on the value of beta and vice versa (Chao *et al.*, 2012). Secondly, beta-diversity can be computed controlling the number of sites (in a way for example to compare intra-regional diversity between different regions, the same number of site per region can be fixed), or controlling the gamma diversity (comparing beta-diversity between region harboring the same number of species). Third, another possible solution is to define a beta-diversity index that do not derive for alpha or gamma (computational independence), (Legendre & De

Caceres, 2013). Finally, as these previous solutions do not provide pure statistical independence between indices (Chao *et al.*, 2012; Legendre & Caceres, 2013), Kraft *et al.*, 2011 and De Caceres *et al.*, 2012 suggest to control this potential bias using a null model.

Diversity indices can also vary according to the weight given to rare vs abundant species. Some methods involving the Hill numbers allows to accurately modulate this weight. But species richness, which gives equal weight to rare and common species remains the most commonly used index. However, it might be of interest to highlight common species as they sustain most of the ecological processes (Magurran and Henderson 2013, Simth and Knapp 2003, Gaston and fuller 2008) as well as to use indices taking into account the identity of the species.

Analysis will be conducted in two steps. First global patterns will be assessed using a synthetic index of beta-diversity computed based on multiplicative diversity partitioning approach, giving more or less weight to species according to their occurrences. Analysis will be conducted on the global species pool as well as by species groups and habitat type. The advantage of this method is to allow comparison of diversity indices computed at different spatial and temporal scales (in a nested design). In a second part, a more accurate analysis will be conducted to explain the temporal variation of local communities according to the fluctuation of environmental conditions. In this second step, the calculation of beta-diversity does not imply the alpha and gamma indices (computational independence). Moreover this index takes into account the identity and the relative abundance of the species. In both cases, observed patterns will be compared to a null model.

A. Multiplicative diversity partitioning at multiple spatial and temporal scales

The interest of the partitioning approach is that it allows integrating different levels of beta diversity (spatial or temporal) in hierarchical designs (Crist *et al.*, 2003, Jost 2007, Tylianakis, Klein & Tschardtke, 2005). Diversity components at the highest sampling level are then calculated as $\beta_m = \gamma / \alpha_m$ and the diversity components of each lower sampling levels are calculated as $\beta_i = \alpha_{i+1} / \alpha_i$. The global multiplicative partitioning equation is then: $\gamma = \alpha_1 \cdot \prod_{i=1} \beta_i$ (Jost 2007, Gossner *et al.*, 2013), but it requires a perfect nested design (see next section). Under this hierarchical multiplicative partitioning, spatial and temporal nested levels become $\gamma = \alpha \cdot \beta_t \cdot \beta_s$, where β_t corresponds to the temporal beta-diversity and β_s to the spatial beta-diversity. The first level (α diversity) corresponds to the mean diversity per point count per session per year (in our case, 260 points * 2 sessions * 6 years = 3120 samples). Temporal beta-diversity can therefore be divided in a beta-session component (intra-year variability) and a beta-year component (inter-year variability). By pooling together the species of the two sessions (per point and per year) we obtained α_{year} which is equal to $\gamma_{session}$. By deduction $\beta_{session} = \gamma_{session} / \alpha_1$. Then by pooling together the species of the different years per point we obtain γ_{year} also equal to α_{point} . Following the same principle, $\beta_{year} = \gamma_{year} / \alpha_{year}$.

Similarly, the α_{point} corresponds to the total diversity per point grouping all temporal repetitions (sessions and years). It is then possible to add spatial level of beta-diversity by comparing diversity between points (or groups of points). The first beta-spatial level β_{point} corresponds to the difference of diversity between points. Then, to assess beta-spatial at higher grain size, we choose to add 3 others levels by creating groups of point of increasing size. In a way to have a perfect nested design, we double the size of the group at each step (pooling together two groups at each stage). Thus we first obtained 52 groups of 5 points, 26 groups of 10 points (by pairing groups of 5 points), and finally 13 groups of 20 points. Using the same principle as above, $\beta_{point} = \gamma_{point} / \alpha_{point}$ or $\beta_{point} = \alpha_{group1} / \alpha_{point}$; $\beta_{group1} = \alpha_{group2} / \alpha_{group1}$; $\beta_{group2} = \alpha_{group3} / \alpha_{group2}$ and $\beta_{group3} = \gamma / \alpha_{group3}$.

In a way to assess the importance of the order of aggregation, we combined first temporal, then spatial scale, or alternatively first spatial then temporal scale. In the first case beta-temporal is computed at the scale of a point, while in the second case, it is computed at the scale of the largest group of point. The two methods are thus not exactly comparable and differences must be interpreted in regard to these differences of grain size. To constitute the spatial groups, we first elaborated a dendrogram based on the geographical Euclidean distance between each pair of points. Based on this dendrogram we defined the 13 biggest groups. As these groups were only based on spatial distance between points, and because of the irregularity of the sampling design, the different groups contained inevitably a variable number of points. Since beta diversity calculation depends on gamma diversity, it is necessary to have a well-balanced design to allow comparison between groups. So as a second step we produced an algorithm to balance the number of point between the groups. The algorithm randomly selects a group (with a surplus or a deficit of points), check the size of the neighbouring groups and, in the case that the selected group have a deficit of points, attribute to the selected group the nearest point from a neighbouring group with surplus (or in the contrary give the nearest point to the neighbouring group with deficit, if the selected group have a surplus). The algorithm continues until each group have the same number of points. Once these groups defined, the sub-group was defined in way to minimize the size of the two sub-groups (cutting vertically or horizontally depending of the shape of the group). We repeated 100 times the algorithm in a way to obtain different spatial groups. So the beta group obtained is the mean beta diversity obtained with the different groups, and so do not depend on the spatial group selection procedure.

A previous study based on the same data (Henckel *et al.*, under review) has shown that there is a strong turnover of species in the study area, following a gradient of wooded component. As there is also more species in wooded landscapes this gradient is also a species richness gradient. To compare the assembly processes between different landscapes types, we repeated the previous analysis for a subset of 10 sites (moving window along the wooded gradient). To control for species richness, we also repeated the analysis by doing the same procedure with species (moving window of 15 species, in all sites were these species are present). The species were classified based on co-occurrences using a correspondence analysis (function “dudi.coa”, R package “ade4”) on the community matrix after Hellinger transformation (Legendre & Gallagher 2001). The first ordination axis is strongly correlated to the wooded gradient (Pearson correlation of 0.75) and to a species richness gradient (Pearson correlation of 0.61) (Fig. 2).

The data set preparation (spatial groups) and the analysis were made using the R statistical software (R.3.1.0, 2014). Multiplicative diversity partitioning was computed using “multipart” function of the “vegan” package. This function allows to compare the observed distribution to a null model. This null model is based on the randomization of the individuals between sites, but keeping the relative abundance of each species fixed and the number of individuals constant for each site (carrying capacity of the site) (see Crist *et al.*, 2003). This function also proposes to use different diversity indices (based on Hill number) by allowing to choose the value given to rare *vs* abundant species (eg. species richness, Shannon index and Simpson diversity index). Indeed species richness give equal weight to rare and abundant species, then the weight given to abundant species increase from Shannon to Simpson index (but all possible intermediate indices can be computed).

We also tried to disentangle spatial and temporal turnover by assessing the relative importance of the pure spatial and temporal turnovers as well as the interaction between these two components (the part of the variation that cannot be attributed to pure spatial or temporal beta-diversity). For this purpose we followed the method suggested by Chalmandrier *et al.*,

2015. Gamma diversity can so be decomposed as follow : $\gamma = (\gamma / \alpha_T) \times (\gamma / \alpha_S) \times (\alpha_S \times \alpha_T) / (\gamma \times \alpha)$, so more simply : $\gamma = \beta_T \times \beta_S \times \beta_{ST} \times \alpha$.

B. Accounting for temporal beta diversity

All analyses were computed using the R statistical software (R.3.1.0, 2014).

a. Computing the temporal and spatial Beta diversity

To take into account the identity of the species, as well as their relative abundance, we used the beta-diversity index proposed by Legendre & Caceres (2013). This index represents the variance of the site-by-species abundance matrix after Hellinger transformation of the data (see Legendre & Caceres, 2013). Conversely to the distance approach (ie. Pair-wise dissimilarity index), identity of species is conserved, and so the contribution of each species to the beta-diversity can be assessed. The variance of the sites-by-species matrix can be obtained based on the matrix of the squared deviation to the mean. Then the sum of square (SS_{Total}) can be computed and allows to obtain an unbiased estimator of the variance: $Var(Y) = SS_{Total} / (n-1)$, (see Legendre & Caceres 2013 for more details). Then the contribution of each species can be computed as the sum of square of the j^{th} species (SS_j). The relative contribution of the species j to overall diversity, called *Species Contribution to Beta Diversity* ($SCBD_j$) in Legendre & Caceres 2013, is then obtained by: $SCBD_j = SS_j / SS_{Total}$. In the same way, the relative *Local Contribution of site to Beta-Diversity* can be evaluated by $LCBD_i = SS_i / SS_{Total}$. LCBD values represent the degree of uniqueness of the site in terms of community composition, so to which extent the site is atypical, and SCBD represent the degree of uniqueness of each species.

b. Environmental models

LCBD values can be used also to assess the contribution of each site to the spatial beta-diversity. These values were mapped for each year, to visualize the variability between years. To assess which environmental variables may act on this sites contribution, LCBDS were used as response variables in environmental models. Six different models were built corresponding to the six years of analysis. For each year, we grouped the two sessions by keeping the maximum abundance of each species, allowing to have a better representation of the diversity of each point during the breeding season by including both early and last migrant while increasing the detection probability. The six models can be compared to assess if some environmental characteristic can be systematically associated with high or low LCBD values. Simple linear models were used (after checking for normality of residues), (function “lm”, package “stats 3.1.0). Environmental variables were selected based on AIC, using the “stepAIC” function of the package “MASS” 7.3-35.

As the beta-diversity index described by Legendre & Caceres, 2013 is defined for study spatial beta-diversity, the same method can be used to study temporal beta-diversity. In this case beta-diversity is defined as the temporal variation of the species community for each site. The site-by-species matrix is then replaced by different year-by-species matrix for each site, and thus one beta-diversity index will be computed per point. As for the spatial models, we choose to group the two sessions per year by keeping the maximum abundance of each species between the two sessions. So beta-year diversity will be computed for each point as the variance of the year-by species matrix (6 rows corresponding to the six years and 68 columns corresponding to the species). Despite beta diversity index as obtained by this method is not computed from alpha and gamma diversity, this index is not totally independent of the species richness. It is therefore necessary to control for this parameter (gamma diversity of the site) before comparing the temporal turnovers between sites, which will be achieved by using null models. The null model approach we used was based on species abundance being

fixed per site and per year, while individuals are randomised through time (randomization of the distribution of individuals between the different years of a same point), following Crist *et al.*, 2003 and Stegen *et al.*, 2013. This allows taking into account the carrying capacity of the site depending on the year (we assumed that this carrying capacity can vary for a site due to the variability of food resources between years). We computed 1000 iterations for each point and used the mean diversity of these different repetitions as the expected value of beta-diversity (β_{exp}). We then computed the Beta-diff index (De Caceres *et al.*, 2012), defined as $Beta-diff = \beta_{obs} - \beta_{exp}$, which represents how much diversity varies due to non-random processes. This index will be used in the environmental models to assess the role of landscape composition and configuration on temporal beta diversity. As this index is likely to be driven by the most abundant species, we compared two indices: one based on species abundance and the other one based on species presences. In the model based on species presence, we used a null model that take into account the abundance of species in the randomisation of individuals, and we converted the composition of each site in presence/absence after the distribution of individuals (to take into account that dominant species are more likely to occur than rare species). But the beta diversity index obtained gives equal weight to abundant and rare species. The individual species contribution to beta diversity (SCBD) will be assessed in both cases.

To explain the differences of temporal beta diversity between points, Beta-diff index and raw observed Beta-diversity were used as response variable in environmental models. As environmental component were variables across years, both mean and temporal variation (standard deviation) were considered. Since strong correlations were observed between the mean proportion of each crop type and the standard deviation of these crops (see ESM 2), we only included the mean proportion of each crop type in the models (since this variable appears more influent than the coefficient of variation in our models). Beta-diversity indices were computed using the “beta.div” function, developed by Legendre and Caceres, 2013. As for beta-spatial model, simple linear models were used after checking for normality (function “lm”, package “stats 3.1.0”) and variable selection were made using the “stepAIC” function of the “MASS” package.

Finally, as the studied community was composed by many species with strong differences in habitat preferences, we reiterated the previous analyses using more homogeneous species groups. Species groups were based on species co-occurrences, as obtained with a correspondence analysis (function “dudi.coa” in ad4 package). Species were ordinated along the first axis of the correspondence analysis, which corresponded to a gradient of wooded components (Pearson correlation of 0.81). As species richness can have a strong influence on beta-diversity we choose to constitute four groups of equal size (17 species) along this axis (where the group1 constitute the “strictly open-land species”, group2 the “intermediate open-land species”, group3 the “intermediate woodland species” and group 4 the “strictly woodland species”).

RESULTS

Spatial versus temporal turn-over using multiplicative diversity partitioning

Global diversity partitioning

The observed alpha diversity appeared significantly lower than expected (Fig. 1a), suggesting an aggregation of species at local scale ($\alpha_{obs} = 5.468 < \alpha_{exp} = 6.996$, P-value= 0.01 for species richness). Local communities were composed by a small number of species compared to the total species pool (gamma diversity=64 species).

Beta-diversity was 1.8 times higher than alpha diversity for species richness, 1.65 for Shannon and 1.64 for Simpson. So we observe a slight decrease of the relative importance of

beta-diversity when increasing the weight given to rare species, suggesting that alpha diversity was essentially driven by abundant species while beta-diversity was essentially driven by rare species. Indeed, a few species were common and widespread, and thus contributed disproportionately to alpha diversity. For example, the skylark, the commonest species, is present in almost 85% of the points (38% for chaffinch, 33% for corn bunting and 26 % for nightingale). Conversely a high number of species were relatively infrequent and thus enhanced β diversity.

The temporal beta-diversity (β_{session} and β_{year}) appeared slightly less important than β spatial (Fig. 3a). Increasing the weight of rare species appears to slightly reduce the relative importance of beta-diversity at smaller scales. For example, the relative importance of β_{year} and β_{point} decrease compared to β_{group1} , β_{group2} and β_{group3} . The decrease of the relative importance of β_{point} with increase the weight given to rare species is even more visible when spatial scales were integrated before temporal scales (Fig 3b). In this case, β spatial appeared higher compared to temporal β diversity. These patterns remain visible by varying more gradually the relative importance of abundant vs rare species (varying the q parameter of Hill numbers) but appear not very pronounced (Fig. 3c).

Disentangling spatial and temporal components

By using another approach (Chalmandrier *et al.*, 2014), we could more easily compare the relative importance of spatial vs temporal turnover, as well as their interaction. We found a low temporal turnover in comparison to spatial turnover at the considered scales (see Fig. 4), confirming therefore the previous analysis. However, we detected a strong space x time interaction, almost as important as the spatial turnover alone. Therefore totally disentangling spatial and temporal turnovers in such farmland systems seems difficult due to this interaction.

Partitioning per landscape type and species groups

Partitioning communities per landscape type revealed that both α and γ diversity increased strongly with increasing wooded components (Fig 5), underlying that more species rich communities inhabited wooded landscapes, while β diversity remained more or less constant, i.e. decreased relatively to α diversity.

Partitioning communities per species groups (so keeping the gamma diversity constant and fixed at 15 species) revealed local peaks of α diversity, corresponding to some abundant species entering community (*Luscinia megarhynchos*, *Sylvia atricapilla*), (Fig.6). We found that alpha diversity was highest for intermediate communities (within the gradient from openland species to wood species).

Landscape composition and configuration impact on temporal stability of local communities

Spatial beta-diversity

The site contribution was highly variable across years (Fig. 7 a), though some nuclei tended to be persistent over the years. In addition, some years displayed more heterogeneity in site contribution than others, e.g. 2012 was apparently more homogeneous than 2009. The global contribution of each site all year combined (considering the maximum abundance of each species during the six years) suggested that some sites, or areas, supported higher mean contribution (in yellow on Fig. 7 b). We therefore analysed which environmental parameters could possibly explain such variation, using LCBD value (i.e. the contribution of the site to beta-diversity) as the response variable (one model per year and one global model all years combined). The effect of environmental variables varied across years (Table 1), though

perennial habitats, such as wooded component or grassland, appeared in most models (4/7 models for wood and 5/7 for grassland), but with either positive or negative effects depending on year. By opposition the presence of urban area have a constant effect and strongly and positively influenced the site contribution. Urbanised sites harboured particular species, strongly contrasting with other habitats. However the r^2 of the different models remain low, indicating that other components, or random factors, affected spatial beta diversity.

Temporal beta-diversity

a. Observed beta-diversity compared to null expectation

To compare temporal beta-diversity between sites, observed beta-diversity values were compared to a null model (see methods). Using 1000 iterations of the null models, some sites were outside the 95% confidence interval of randomised models, some being less variable than expected (only 4 sites in the abundance model and 9 in the presence model, noted -1 in Fig. 9) others being more variable than expected and qualified as unstable (39 sites for the abundance model and 44 sites for the presence model, noted +1), the others being included in the 95% confidence interval (217 for the abundance model and 207 sites for the presence models). The more unstable sites appeared to include the most simple landscapes, with less perennial components (wood or grassland), low crop diversity (Shannon index) and being composed of larger fields with less linear field border (simple configuration), though these trends were only significant for presence data (Figure 9b and ESM 3). Indeed, most sites did not statistically differ for temporal beta-diversity compared to null model.

b. Spatial variation of temporal-beta diversity in relation to the distribution of environmental variables

On the Fig. 10 we observe important differences of temporal beta-diversity across sites. Some areas appear more variable than others (in yellow in the map). Interestingly, these beta-diversity “hotspots” appears relatively consistent whatever the index considered. Indeed strong correlations were observed between indices. The Pearson correlation coefficient between the beta-diff index and the observed beta-diversity was 0.46 for abundance and 0.54 for presence. The correlation between abundance and presence for beta-diff index was 0.93 and 0.75 for observed beta-diversity. So our temporal beta-diversity estimation appears to not strongly depend on the choice of the index.

To explain these differences of temporal beta-diversity between sites, it could be interesting to compare the location of the beta-diversity hotspots with the map of environmental variables (Fig. 11). By comparing the maps we observe that the more wooded areas (in yellow on Fig. 11a) as well as the area with the more species richness (Fig. 11 f) seems coincide with the beta-diversity cold spot (in blue in Fig. 10). But as species richness appears greatly correlated with wooded component (Pearson correlation of 0.81), it could be difficult here to draw conclusions. However, the trends appear less clear for other environmental variables. Strong correlations appear between some environmental variable as for example between configurational and compositional heterogeneity (cor = -0.47 between mean field size and Shannon of crop and cor = 0.51 between linear length of field border and Shannon of crop). Strong correlations are also observed between linear length and mean field size (cor=-0.85) so we choose to only include mean field size in the models (as this variable appear more influent). As cereal is the dominant crop, negative correlation also appear between winter cereal and heterogeneity variable (cor=-0.51 with Shannon of crop, cor=-0.32 with linear length of field border and 0.27 with mean field size).

c. Differences between species groups

Conversely to our expectation strict open land species (group 1) did not show higher temporal beta-diversity (Fig. 12), since their temporal beta-diff index varied around zero, suggesting mostly random variation. By opposition, the second group (intermediate open land species) showed higher temporal variations than expected. No strong patterns were observed for intermediate or strict wooded species (group 3 and 4). So these results do not highlight strong differences of responses between species according to their habitat preferences.

d. Environmental models

To test the significance of environmental variables on temporal beta-diversity, 4 different models were tested for both observed beta-diversity and beta-diff index and for both abundance and presence. In addition to these global models (on the whole species pool), we also test models for each of the four species groups, using the same four indices. So a total of 20 models were performed. For each model, environmental variables were selected based on model AIC (see methods). The final selected models were presented in Table 2.

The models highlight two main variables influencing temporal beta-diversity: as the mean field size increased temporal beta-diversity, the wooded area seems to have a stabilizing effect. These effects appear significant in the global beta-diff model for both presence and abundance. Similar trends were observed in models per species groups, but not significant for each group. So these results confirm our hypotheses on the potential stabilizing effect of crop configuration and perennial semi-natural habitats. By opposition, the effect of crop diversity or the presence of grassland seem to have little effect, even if these variables are selected in some models (but not always significant). So configurational heterogeneity appear more influent than compositional heterogeneity on temporal variability of bird communities. No strong effects of some particular crop types were detected, but the presence of urban area seem also contribute to increase inter-year variability.

Considering the percentage of explained variation of your models, it appears that separate communities in coherent species groups increase the explained variability. This is especially the case for wooded species (group 3 and 4) where we observed a R^2 until 0.68. By opposition the explained variation of open-land species (group 1) is low and their variation appear more random. This suggests that the temporal variation of species more affiliated to wooded area (group 3 and 4) seems more explained by environmental variation, whereas openland species variation appears more random.

e. Species contribution to spatial and temporal beta-diversity

For both spatial and temporal models, contribution of each species to beta-diversity could be assessed (fig.8 and fig.13). The most influential species are among the most abundant (*Alauda arvensis*, *Emberiza calandra*) or are species that can form important groups (*Hirundo rustica*, *Sturnus vulgaris*, *Corvus corone*). Indeed, these species can greatly vary in abundance between sites or years and so mostly drive the beta-diversity.

DISCUSSION

We found that bird local communities were composed of a fairly small number of species (with intra-specific aggregation). Alpha diversity was essentially driven by few dominant and widespread species, as was found in other studies (Magurran & Henderson, 2014). If rare

species appear to strongly influence the differences of species richness between sites (part I), we show that the variation of abundance of the dominant species can also strongly influence beta-diversity (part II). So using only indices based on richness or considering explicitly the identity of the species and their relative abundance can change the conclusion of the models. We suggest that temporal variations in dominant species are explained by the variation in climatic conditions and food abundance between years. Despite this, the farmland bird community appeared to be relatively stable over time, whereas spatial beta diversity appears more pronounced, especially at fine grain size. Though this may be explained by the fact that we considered temporal variation on a relatively short period (two sessions per year during 6 years), this result appears consistent with other studies (e.g. Bonthoux *et al.*, 2012, who observed a stronger spatial than temporal variation on farmland bird communities, in response to landscape variation on a 25 year period).

In such intensive farmland system, where strong environmental variability and disturbance due to crop rotation should disrupt any local communities, one can wonder which stabilizing mechanisms, if any, may act to maintain community assembly. We suggest that both perennial components and landscape heterogeneity can be a stabilising element of local communities through time. We indeed found that the environmental variables impacting community stability were relatively consistent across the different models (beta-diff or observed, abundance or presence), even if some variations inevitably existed between models. Beta-diff models were apparently more suitable for assessing the effect of environmental variables impacting stability, by controlling for random variation. In line with our expectations, we first observed a potential stabilising effect of perennial components like wooded areas, conversely to permanent grasslands. This result is consistent with Devictor *et al.* (2007), who observed a stabilising effect of the diversity of surrounding semi-natural habitat. In contrast, the proximity of urban area had a destabilising effect. Second, we found that landscapes with a more complex configuration (small field size, with a high linear length of field border) had also an important stabilising effect on community temporal variation. Other studies (Dennis & Gary, 1992, Vickery, Carter & Fuller, 2002) have shown the importance of field border for nesting or foraging for some species. By opposition, compositional heterogeneity (Shannon index of crop) seems to have little effect on temporal variation.

These results are in accordance with Farhig *et al.*, 2015, who observed a stronger effect of landscape configuration than composition on farmland bird diversity (species richness), probably due to an easier access to field boundary, known for harbour numerous plants and arthropods species and support important ecological functions (Le Coeur *et al.*, 2002; Henckel *et al.*, 2015, Dennis and Fry, 1992). We make the assumption that this positive effect of landscape complexity on temporal stability could be explain by a higher predictability of the landscape. Indeed, landscapes with many small field sizes are more likely to contain suitable habitat types despite crop rotation, by opposition to landscape with few large fields.

But as our results highlight that configurational heterogeneity decrease inter-year variability, it is also possible to suppose that this factor can also stabilise communities across the breeding season. Indeed, as many species may have several broods within the season, complex landscapes may permit to reach the requirements in prey and nesting sites all over the season (landscape complementation effect) and to avoid migration towards a more suitable place. This hypothesis (not tested in this study) could be an interesting assumption to explore, in a way to check the validity of our conclusion at small temporal scales.

Our results also highlight some differences of response between species groups. Contrary to our expectations open land community species appeared relatively stable across years and presented more random variations. So we suppose that these species could be more influenced

by other factors as climatic conditions or food availability than by habitat characteristics. Indeed some species of this group like *Alauda Arvensis* are more generalist (present in the majority of sites, whatever the crop composition) so inter-year variation in abundance can be drive by other factors than by the variation of crop composition.

Conversely, the temporal beta diversity of species affiliated to wooded area appeared more influenced by environmental variables, such as wooded area or crop configuration. This is in accordance with Henckel *et al.*, under review), who showed that bird species appeared more structured by species sorting processes in wooded landscapes whereas birds in open landscapes appear more structured by mass effect. Higher dispersal rate in open landscape could perhaps explain the lower temporal variation observed for open land species, and the more random dynamic.

CONCLUSION

Despite the relative instability of agricultural area, bird communities appear relatively stable through time compared to spatial variation. Dominant species, which are both broadly distributed and highly fluctuating in abundance, appear to have a strong influence on community dynamics. We show that some environmental factors can increase the temporal stability of communities, with a stabilizing effect of configurational heterogeneity and wooded component. This stabilizing effect of landscape heterogeneity can probably be explained by the fact that suitable habitat can be more likely present in complex landscapes than in simple landscapes, despite changes across years (higher predictability in these habitats). But these factors differ between species, and the dynamic of open land species appear more stable and randomly fluctuating than species associated with wooded habitats, for which environmental variables appear to more affect temporal variations.

REFERENCES

- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, et al. 2011 Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecol Lett*, 14(1):19–28.
- Baselga A. 2010 Multiplicative partition of true diversity yields independent alpha and beta components; additive partition does not. *Ecology*, 91(7):1974–81.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003 Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol Evol*, 18(4):182–8.
- Bonthoux S, Barnagaud J-Y, Goulard M, Balent G. 2013 Contrasting spatial and temporal responses of bird communities to landscape changes. *Oecologia*, 172(2):563–74.
- Chalmandrier L, Münkemüller T, Devictor V, Lavergne S, Thuiller W. 2015 Decomposing changes in phylogenetic and functional diversity over space and time. *Methods Ecol Evol*, 6(1):109–18.
- Chamberlain DE, Fuller RJ, Bunce RGH, Duckworth JC, Shrubbs M. 2000 Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *J Appl Ecol*, 37(5):771–88.
- Chao A, Chiu C-H, Hsieh TC. 2012 Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology*, 93(9):2037–51.
- Crist TO, Veech J a, Gering JC, 2003 Summerville KS. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *Am Nat*, 162(6):734–43.
- De Cáceres M, Legendre P, Valencia R, Cao M, Chang L-W, Chuyong G, et al. 2012 The variation of tree beta diversity across a global network of forest plots. *Glob Ecol Biogeogr*, 21(12):1191–202.
- Dennis P, Fry GLA. 1992 Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agric Ecosyst Environ*, 40(1-4):95–115.
- Devictor V, Jiguet F. 2007 Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. *Agric Ecosyst Environ*, 120(2-4):179–84.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, et al. 2011 Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett*, 14(2):101–12
- Fahrig L, Girard J, Duro D, Pasher J, Smith A, Javorek S, et al. 2015 Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agric Ecosyst Environ*, 200:219–34.
- Gaston K, Fuller R. 2008 Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends Ecol Evol*, 23(1):14–9.
- Gossner MM, Getzin S, Lange M, Pašalić E, Türke M, Wiegand K, et al. 2013 The importance of heterogeneity revisited from a multiscale and multitaxa approach. *Biol Conserv*, 166:212–20.
- Henckel L, Borger L, Meiss H, Gaba S, Bretagnolle V. 2015 Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. *Proc R Soc B Biol Sci*, 282(1808)
- Henckel L, Mouquet N, Devictor V, Meynard C, Bretagnolle V. (under review) Deconstructing farmland bird metacommunities: the importance of mass effects and species sorting in community assembly.
- Hill MO. 1973 Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54(2):427.

- Hole DG, Perkins AJ, Wilson JD, Alexander IH, Grice PV, Evans AD. 2005 Does organic farming benefit biodiversity? *Biol Conserv*, 122(1):113–30.
- Jost L, Chao A, Chazdon R. 2011 Compositional similarity and β (beta) diversity. In: Magurran AE, McGill BJ, editors, *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford: Oxford University Press, p. 66–84.
- Jost L. 2007 Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10):2427–39.
- Kraft NJB, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Crist TO, *et al.* 2011 Disentangling the Drivers of Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. *Science*, 333(6050):1755–8.
- Lande R. 1996 Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities. *Oikos*, 76(1):5.
- Le Cœur D, Baudry J, Burel F, Thenail C. 2002 Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agric Ecosyst Environ*, 89(1-2):23–40.
- Legendre P, De Cáceres M. 2013 Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecol Lett*, 16(8):951–63.
- Legendre P, Gallagher E. 2001 Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2):271–80.
- Magurran AE, Henderson PA. 2011 Commonness and rarity. In Magurran AE, McGill, B. J, editors. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford: Oxford University Press.
- Newton I. 2004 The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of causal factors and conservation actions. *Ibis*, 146(4):579–600.
- Shimadzu H, Dornelas M, Magurran AE. 2015 Measuring temporal turnover in ecological communities. O'Hara RB, editor. *Methods Ecol Evol*.
- Smith MD, Knapp AK. 2003 Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecol Lett*, 6(6):509–17.
- Stegen JC, Freestone AL, Crist TO, Anderson MJ, Chase JM, Comita LS, *et al.* 2013 Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in breeding bird communities. *Glob Ecol Biogeogr*, 22(2):202–12.
- Tilman D, Lehman CL, Bristow CE. 1998 Diversity-Stability Relationships: Statistical Inevitability or Ecological Consequence? *Am Nat*, 51(3):277–82.
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C. 2005 Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecol Lett*, 8(8):857–74.
- Tuomisto H. 2010 A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33(1):2–22.
- Tylianakis JM, Klein A-M, Tscharntke T. 2005 Spatiotemporal Variation in the Diversity of Hymenoptera Across a Tropical Habitat Gradient. *Ecology*, 86(12):3296–302.
- Vickery J, Carter N, Fuller RJ. 2002 The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. *Agric Ecosyst Environ*, 89(1-2):41–52.
- Whittaker RH. 1960 Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr*, 30(3):279.

Yachi S, Loreau M. 1999 Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proc Natl Acad Sci*, 96(4):1463–8.

Figure 1. Location of the LTER Plaine et Val de Sèvre study area and positions of the 260 point count stations.

These stations are distributed fairly evenly over the whole area.

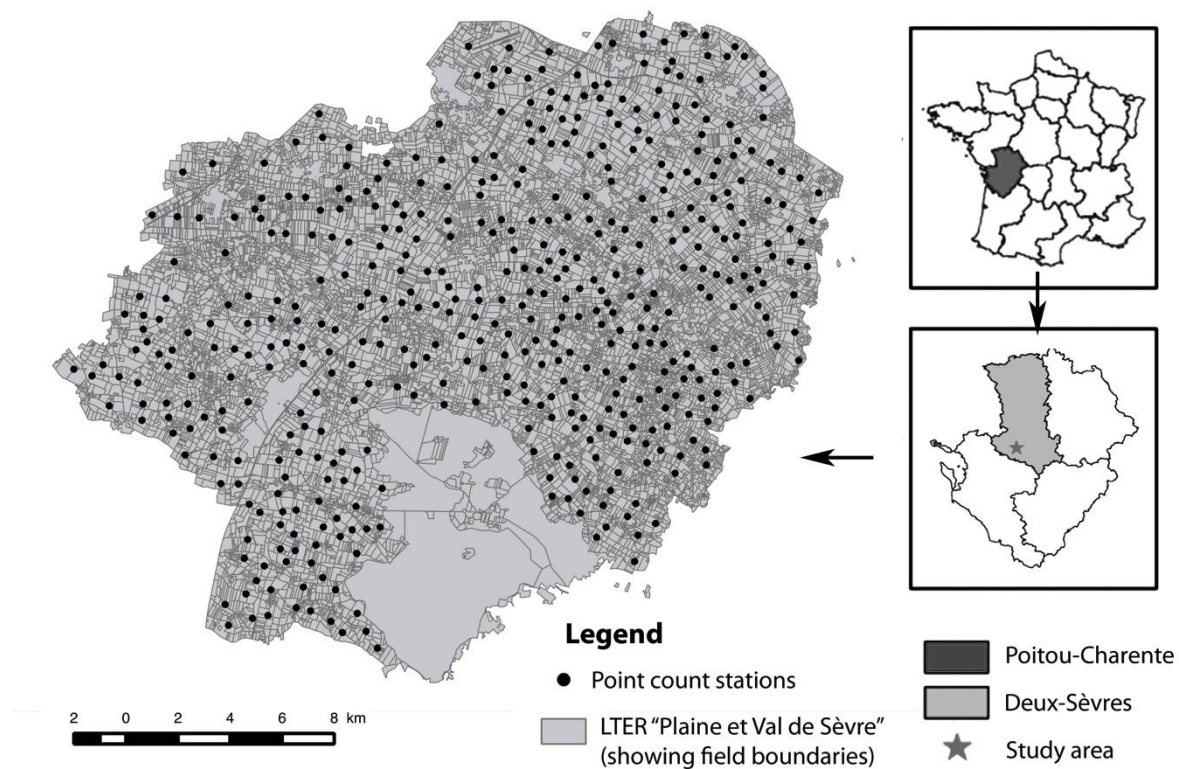
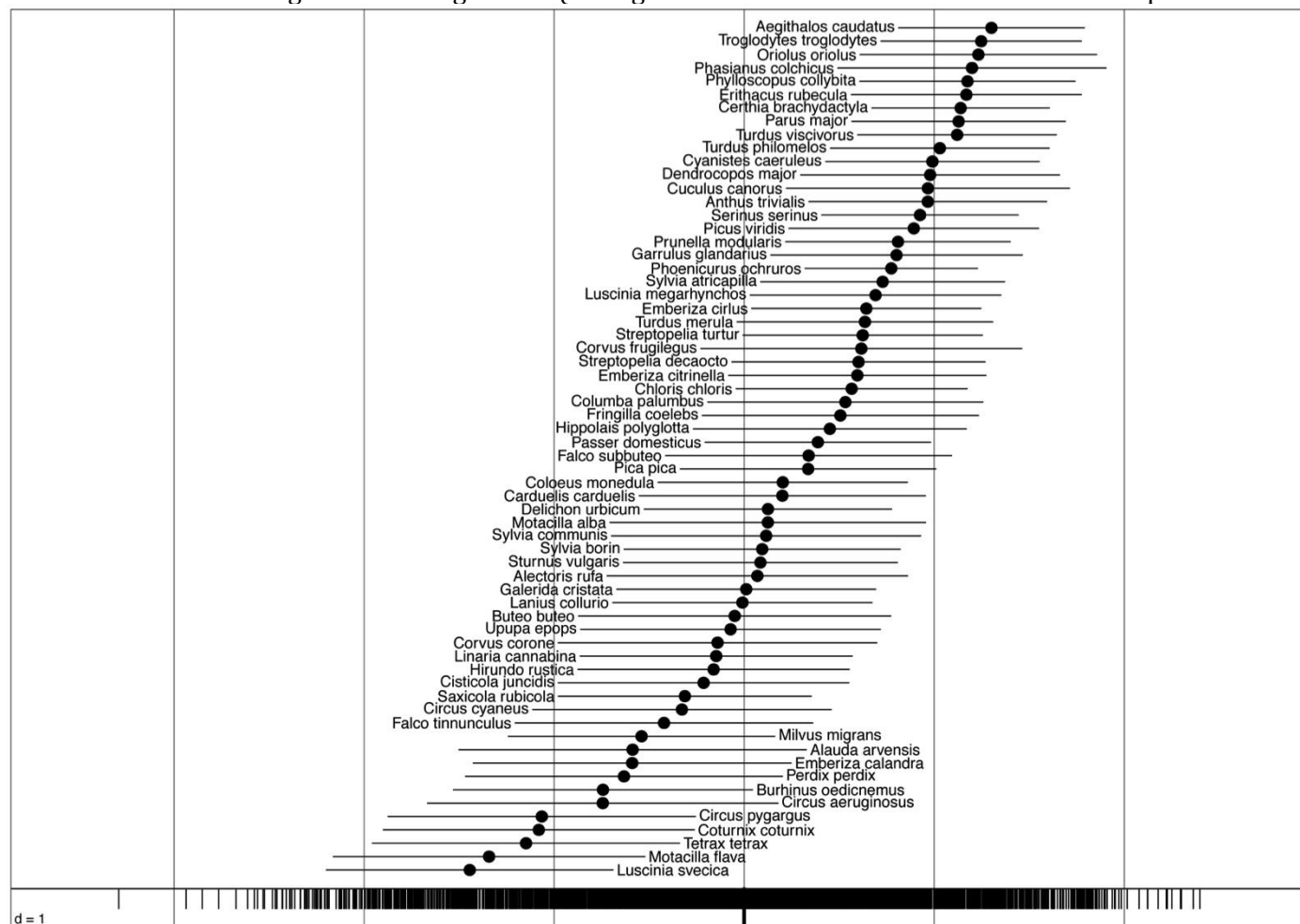


Figure 2 Analysis of species co-occurrence by correspondence analysis.

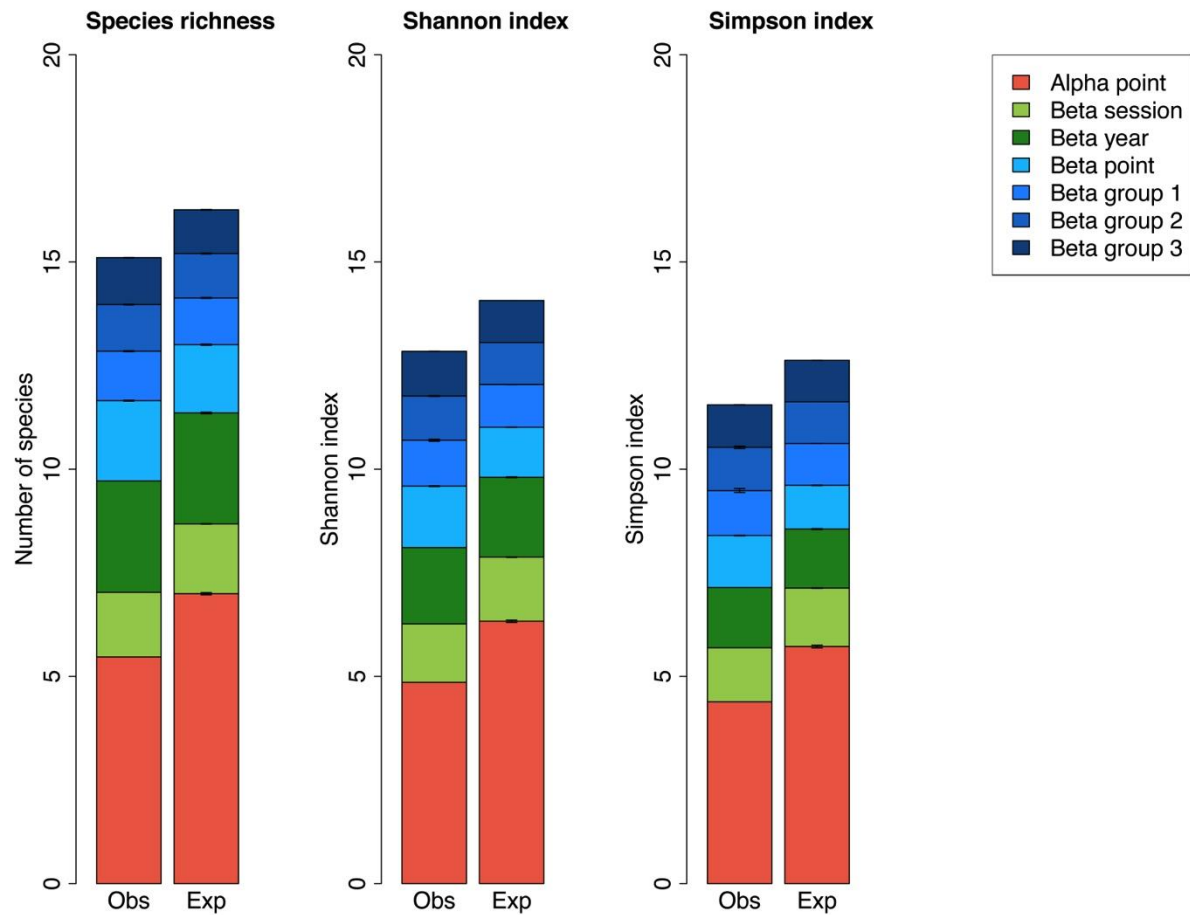
Species are distributed along a tree cover gradient (strong correlation with the first axis of the correspondence analysis).



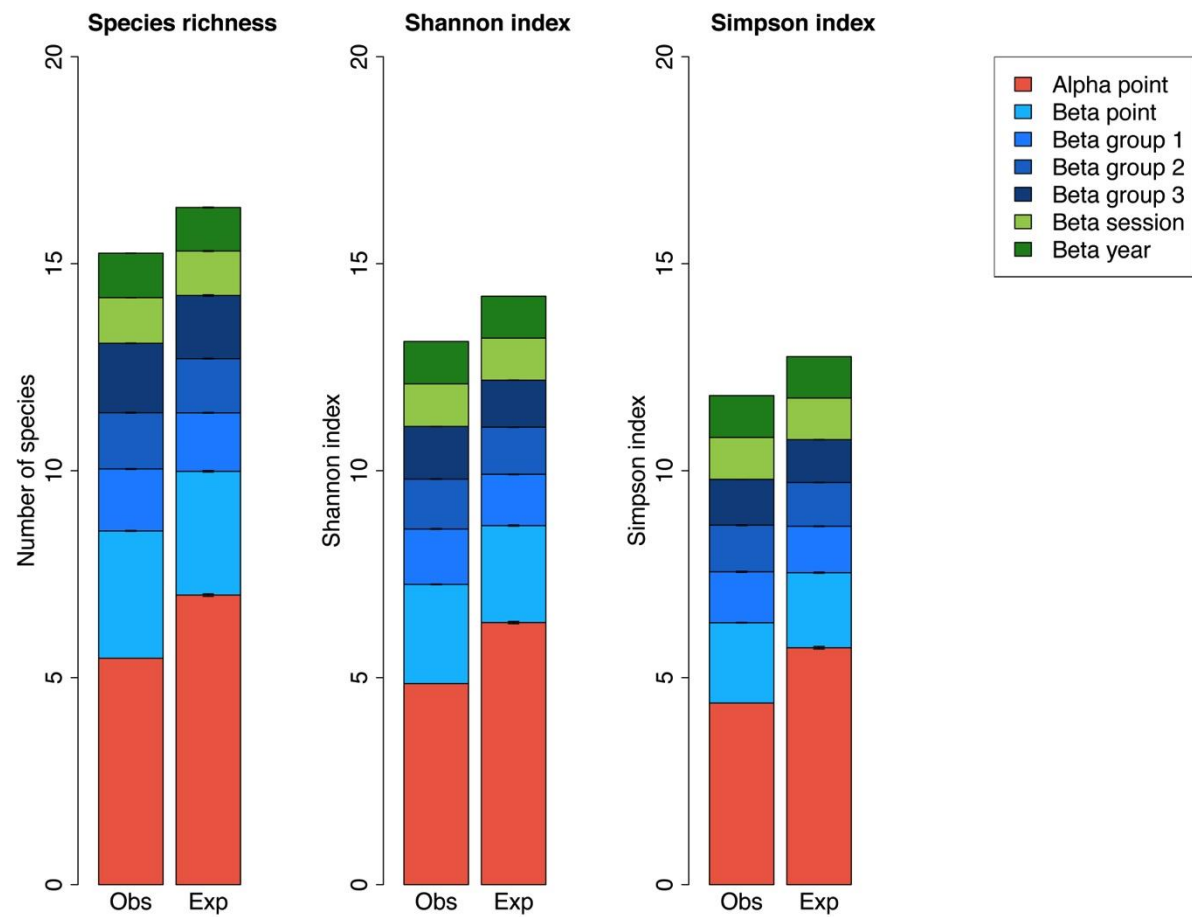
Pearson correlation between the species ordination axis and the wooded gradient between sites = 0.76

Figure 3 Multiplicative diversity partitioning under a hierarchical nested design of spatial and temporal scales

- a. Temporal scales nested in spatial scales - comparison between observed diversity and null model (100 simulations)



b. Spatial scales nested in temporal scales - comparison between observed diversity and null model (100 simulations)



c. Multiplicative diversity partitioning varying Hill number between 0 and 1

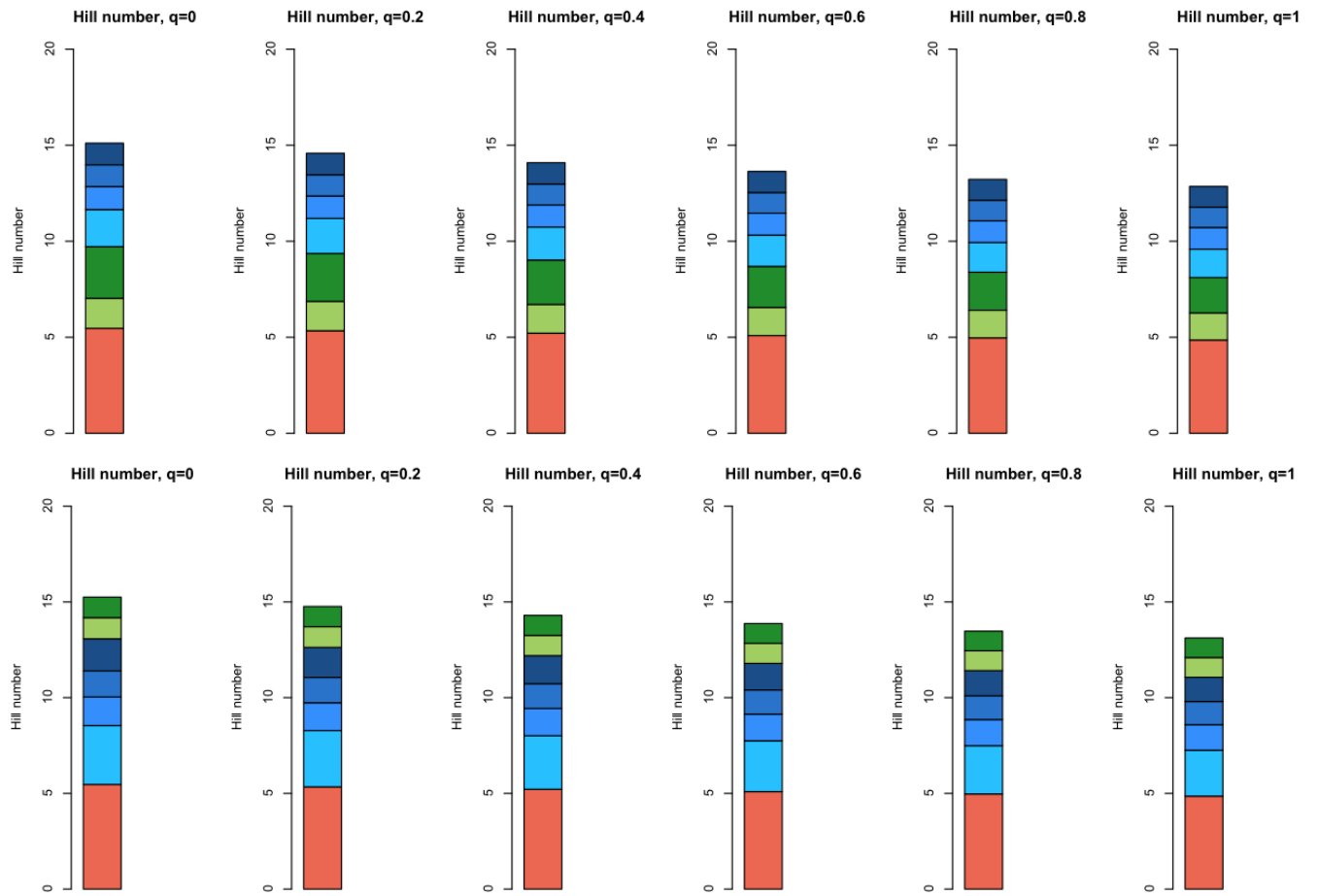


Fig.4 Multiplicative diversity partitioning – Relative spatial vs temporal beta-diversity

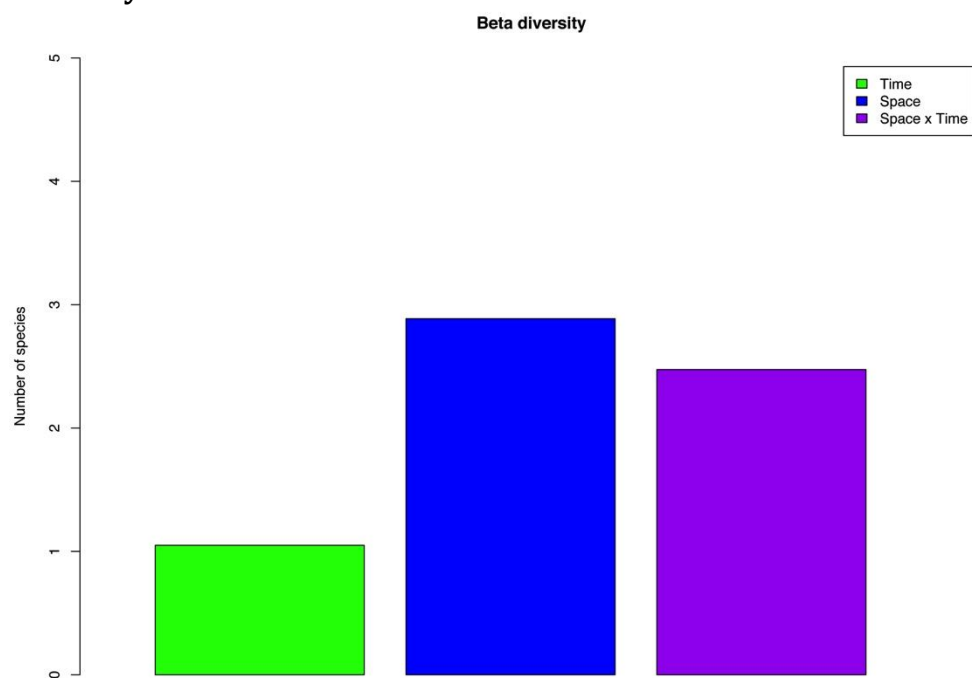
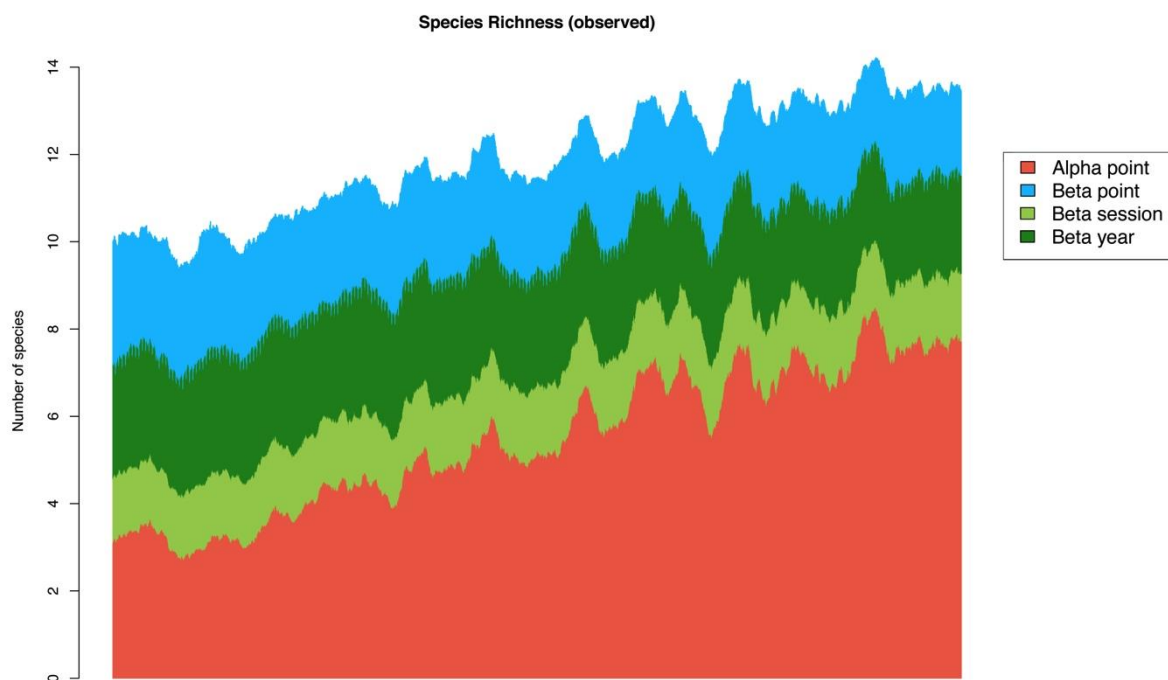


Figure 5 a Multiplicative partitioning per landscape type (moving window of 10 sites along a gradient of wooded component)

a. Observed diversity value



b. Comparison between observed and null model

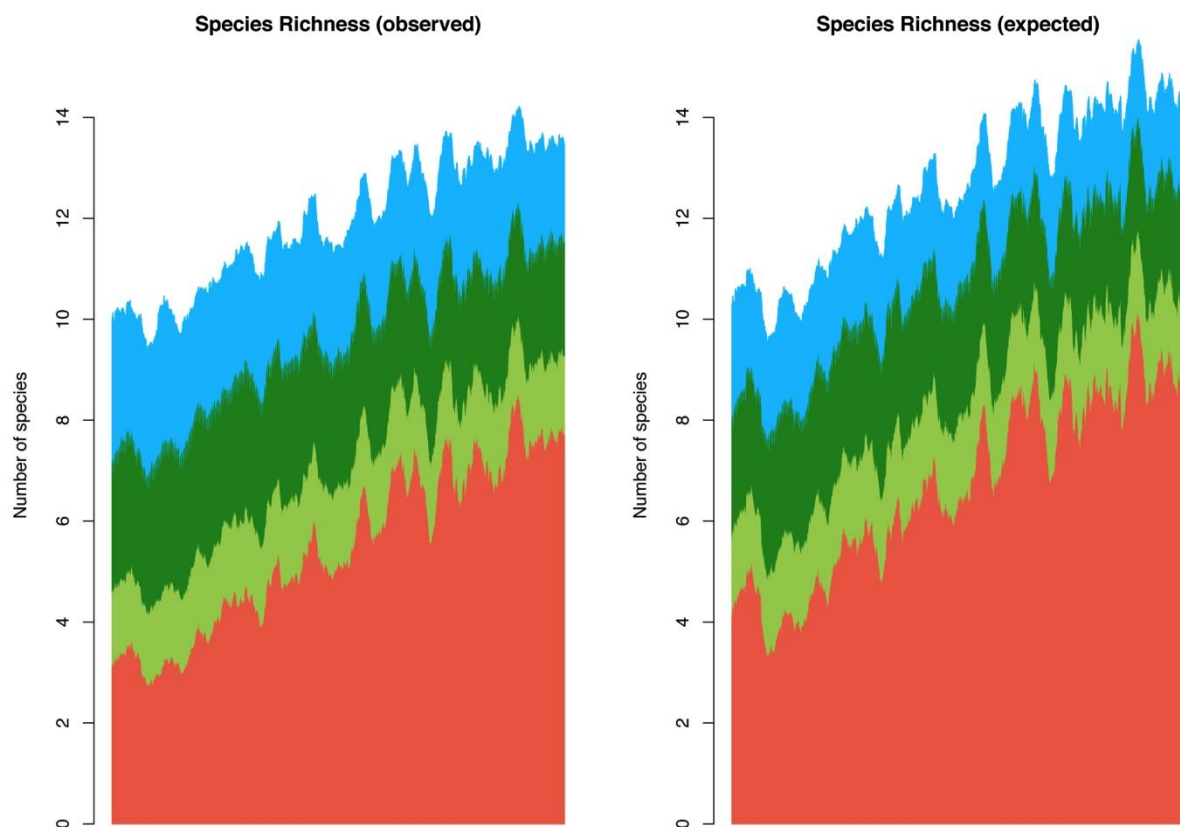
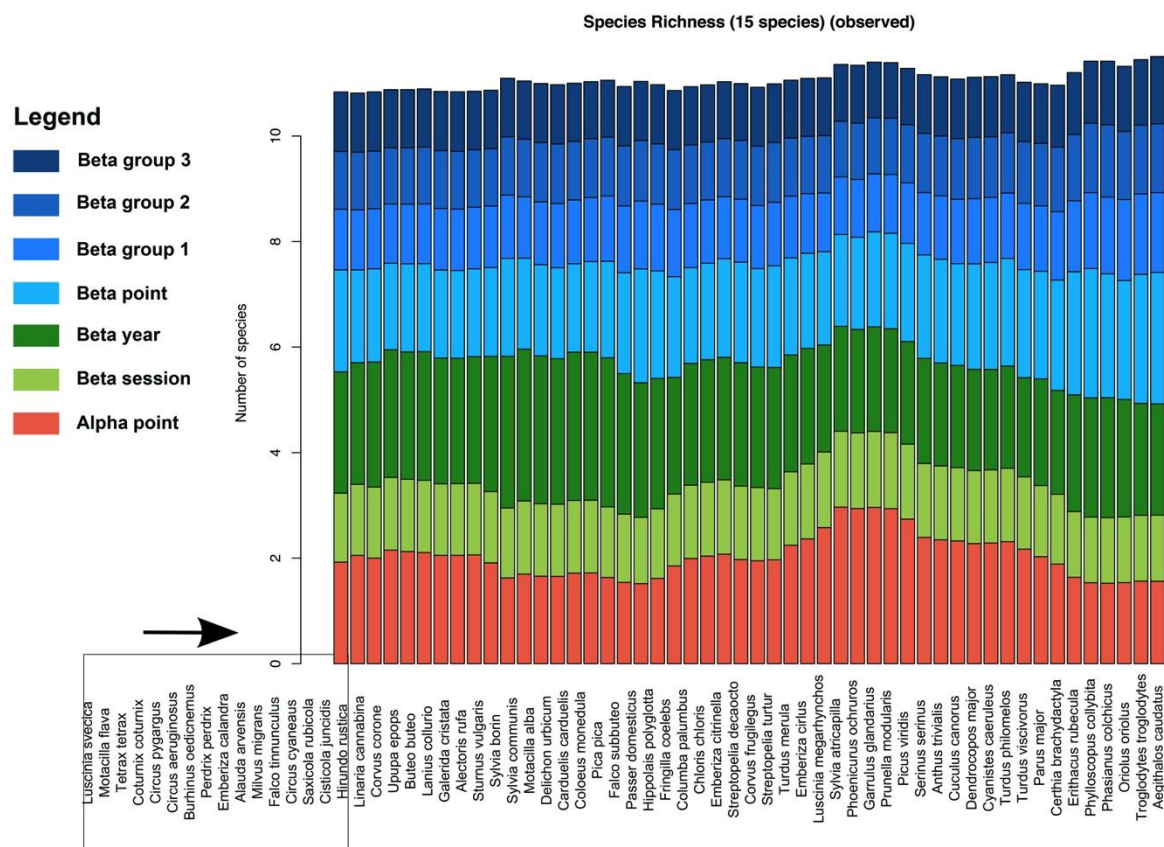


Figure. 6 Additive partitioning per species (moving window of 15 species, classified based on species co-occurrences)

Strong correlation is observed between the species co-occurrences gradient and the gradient of wooded component (Pearson correlation of 0.76).

a. Observed value



b. Comparison between observed and null model

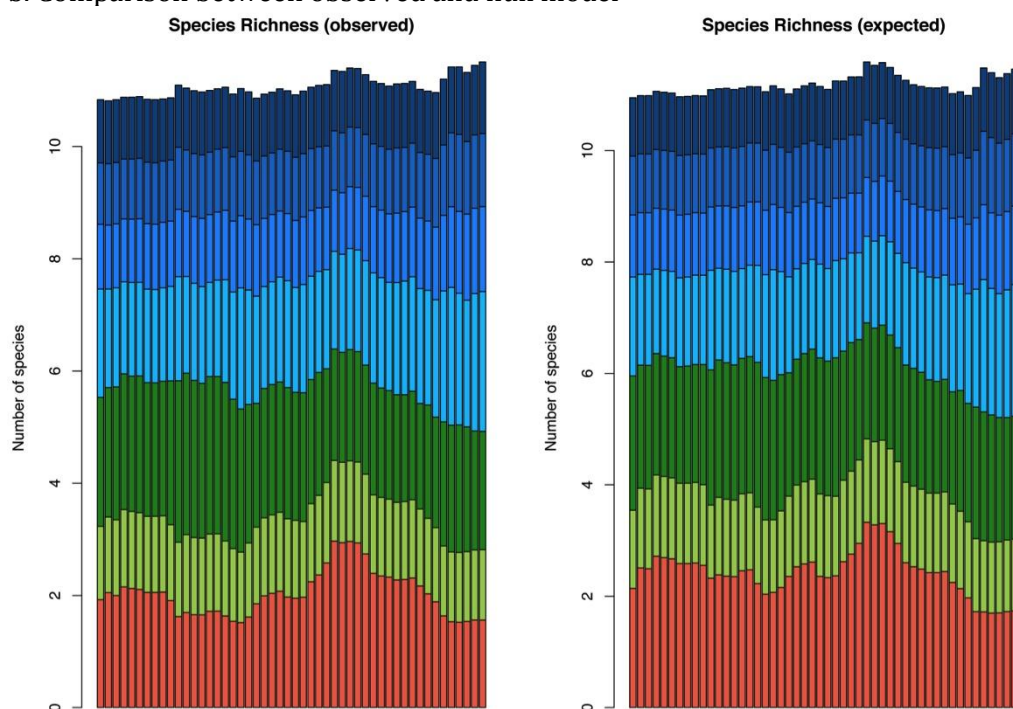


Figure. 7 a Contribution of each site to the spatial beta-diversity (LCBD) per year

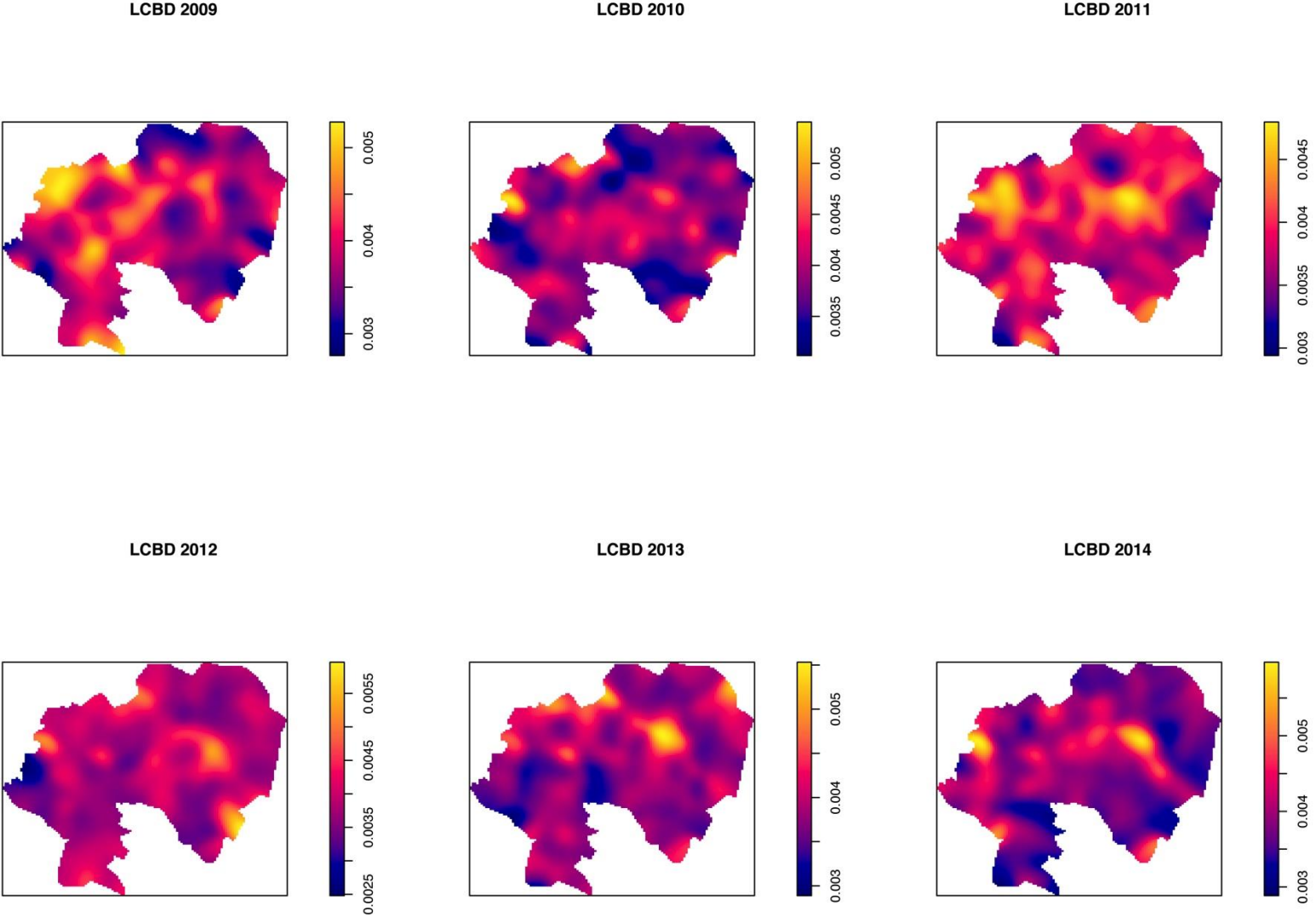


Figure 7 b Mean contribution of each site to the spatial beta-diversity (LCBD)

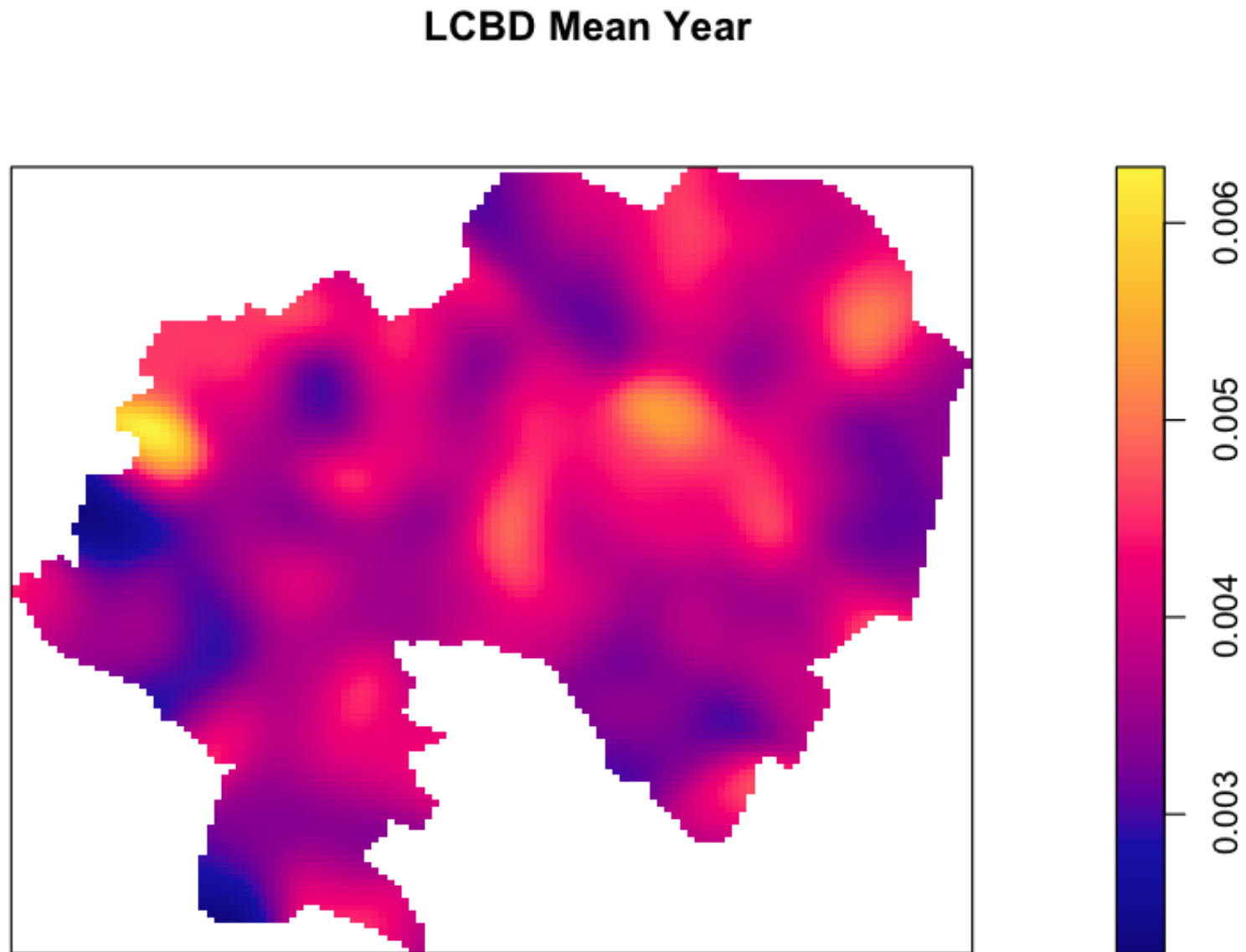


Table 1 Selected models explaining the site contribution (LCBD), per year and global model (mean of all years)

	Intercept	Wooded	Mean field size	Shannon of crop	Grassland-Alfalfa	Winter Cereal	Rapseed-Mustard	Ryegrass
LCBD 2009	3.846e-03 (<0.001)	3.028e-04 (<0.001)			-1.182e-04 (<0.05)			
LCBD 2010	3.846e-03 (<0.001)			-1.201e-04 (<0.05)	8.309e-05 (NS)	-1.377e-04 (<0.05)		
LCBD 2011	3.846e-03 (<0.001)	-1.495e-04 (<0.001)			7.471e-05 (NS)			
LCBD 2012	3.846e-03 (<0.001)		-1.247e-04 (<0.01)		-7.657e-05 (NS)			
LCBD 2013	3.846e-03 (<0.001)							
LCBD 2014	3.846e-03 (<0.001)	1.547e-04 (<0.01)		-2.368e-04 (<0.01)	1.347e-04 (<0.05)		1.736e-04 (<0.01)	8.976e-05 (NS)
LCBD Mean Years	3.846e-03 (<0.001)	-3.498e-04 (<0.001)						

	Maize	Pea-Flax-Bean	Sunflower	Other Crop	Road	Urban	Multiple R-squared	Adjusted R-squared
LCBD 2009					-1.186e-04 (NS)	2.353e-04 (<0.001)	0.149	0.136
LCBD 2010	1.598e-04 (<0.01)						0.095	0.080
LCBD 2011	6.173e-05 (NS)					1.320e-04 (<0.001)	0.089	0.075
LCBD 2012				1.758e-04 (<0.001)			0.083	0.072
LCBD 2013	2.192e-04 (<0.001)					1.483e-04 (<0.01)	0.119	0.111
LCBD 2014		-1.110e-04 (<0.05)	9.129e-05 (NS)	3.571e-04 (<0.001)	-1.613e-04 (<0.01)	2.353e-04 (<0.001)	0.268	0.239
LCBD Mean Years		-1.936e-04 (<0.01)		2.619e-04 (<0.001)	-1.678e-04 (<0.05)	2.548e-04 (<0.001)	0.204	0.189

Figure 8 Species contribution to spatial beta-diversity (Spatial SCBD)

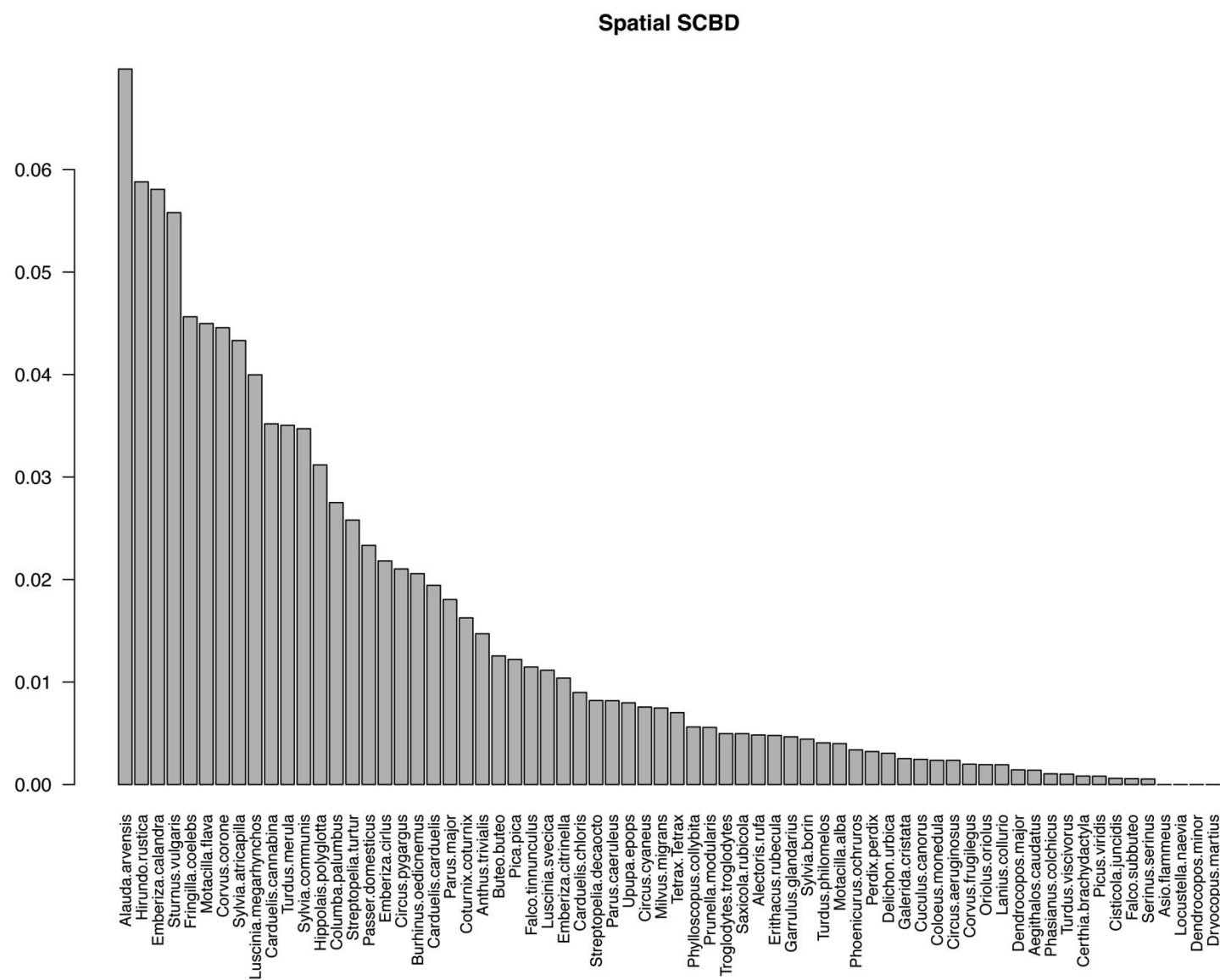
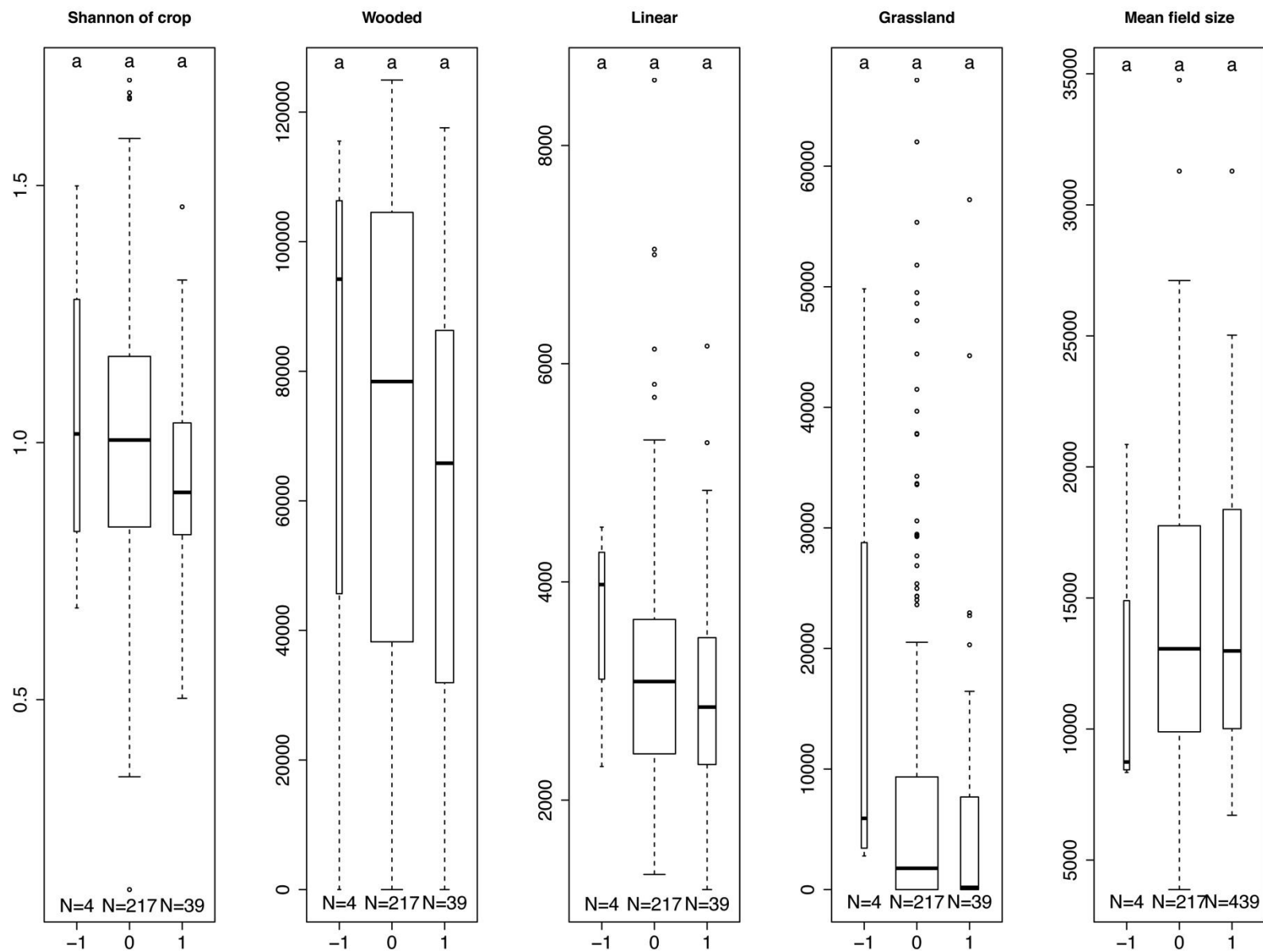


Figure 9 Environmental variables distribution according to the significance of the temporal beta-diversity

-1= less temporal turnover than expected, 0=under the 95% confidence interval, 1=more temporal turnover than expected.

a- Abundance model



b-

Presence

model

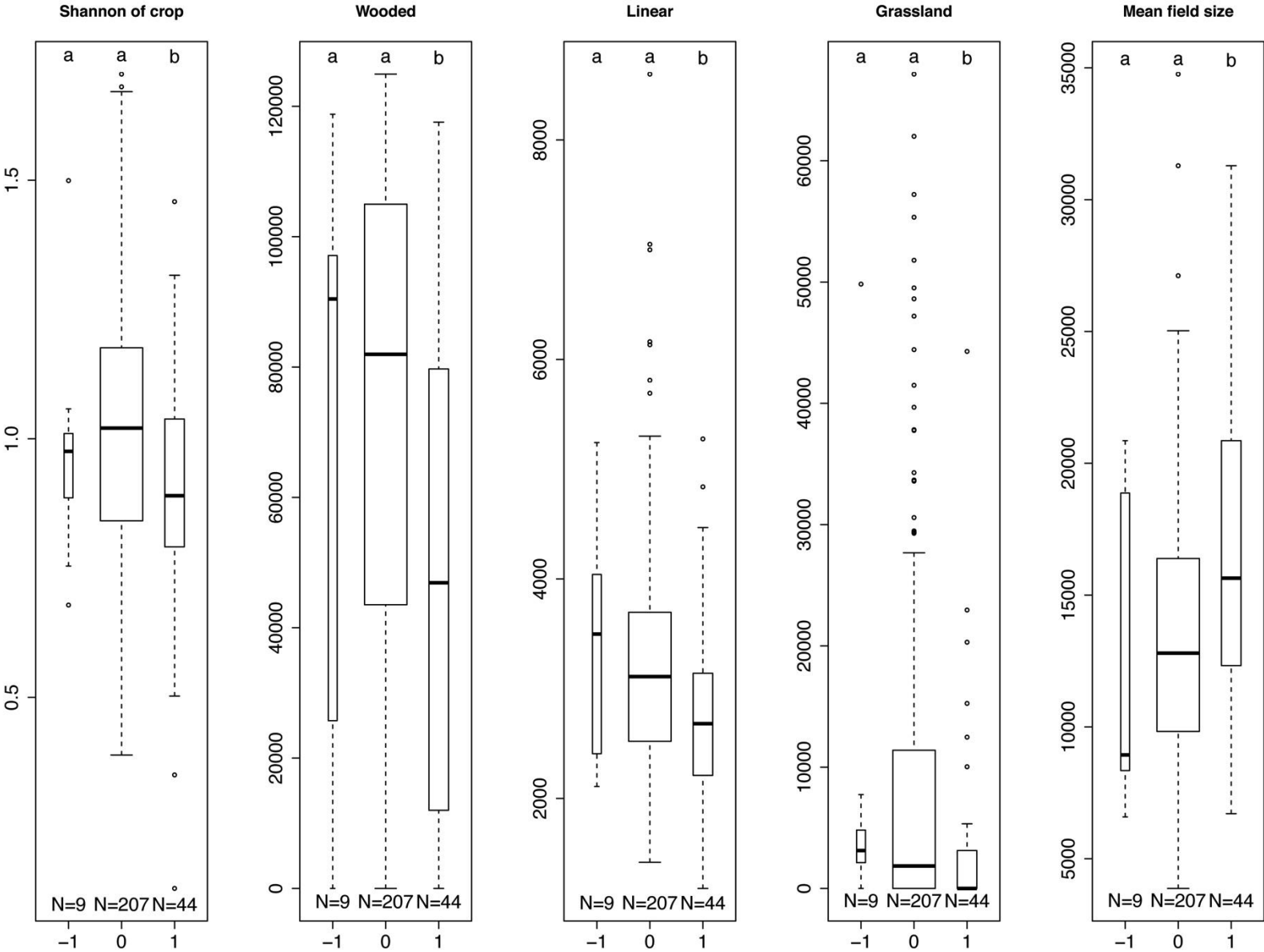
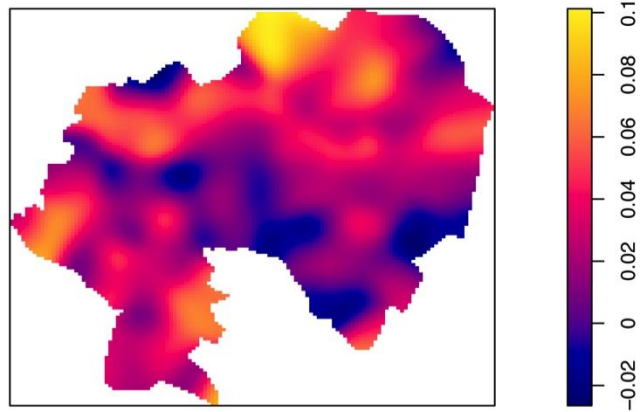
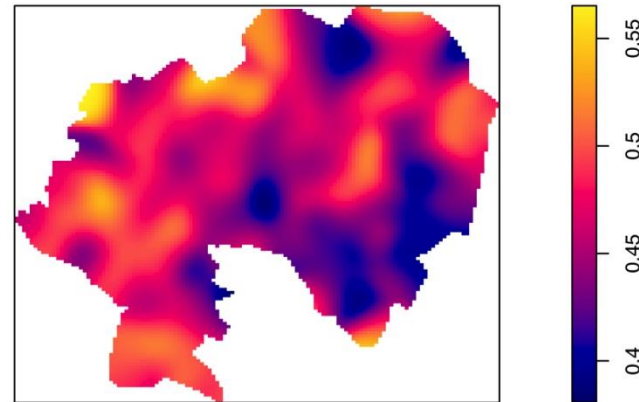


Figure 10 Temporal beta-diversity per study site

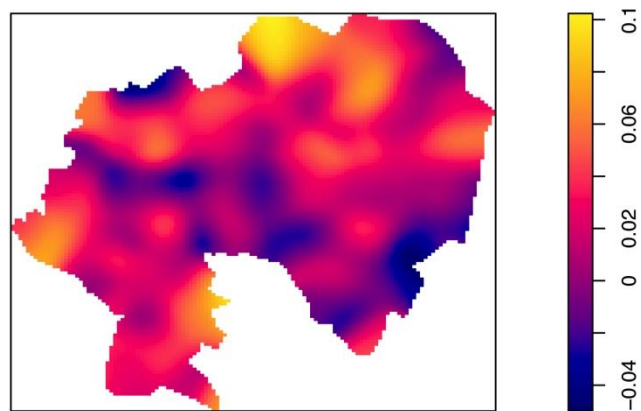
a. Beta-Diff (Abundance)



b. Beta Obs (Abundance)



c. Beta-Diff (Presence)



d. Beta Obs (Presence)

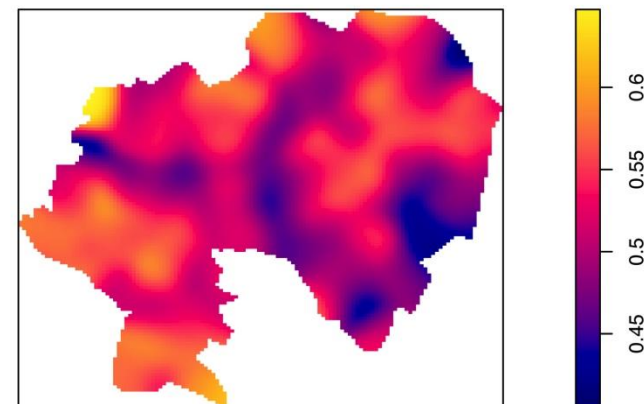
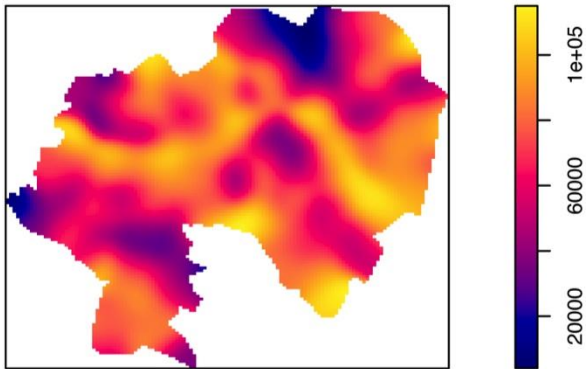
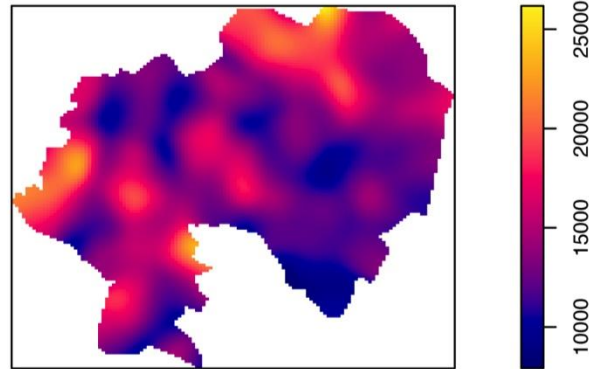


Figure 11 Spatial distribution of environmental variables

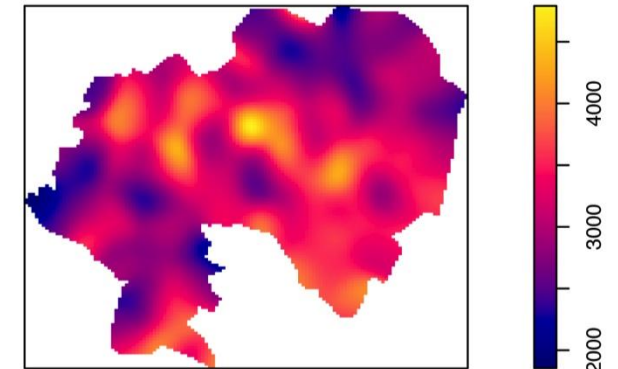
a. Wooded components



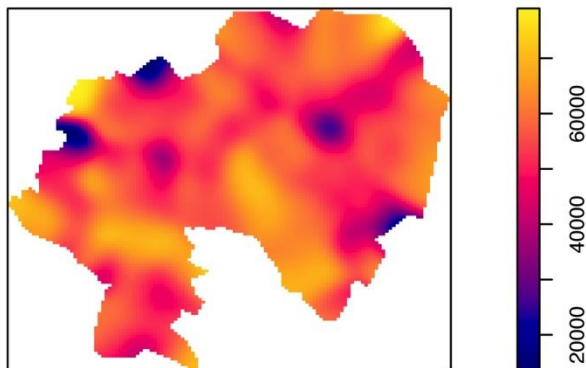
b. Mean field size



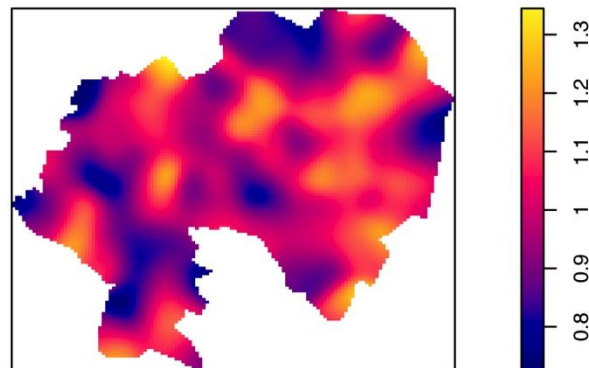
c. Mean linear length of field border



d. Cereal



e. Mean Shannon diversity of crops



f. Mean species richness

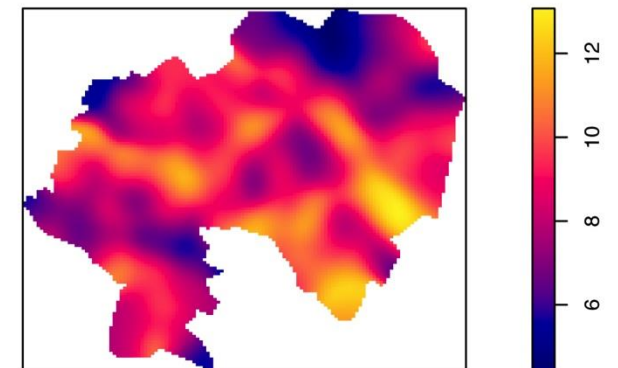


Figure 12 Comparison of temporal beta-diversity between species groups

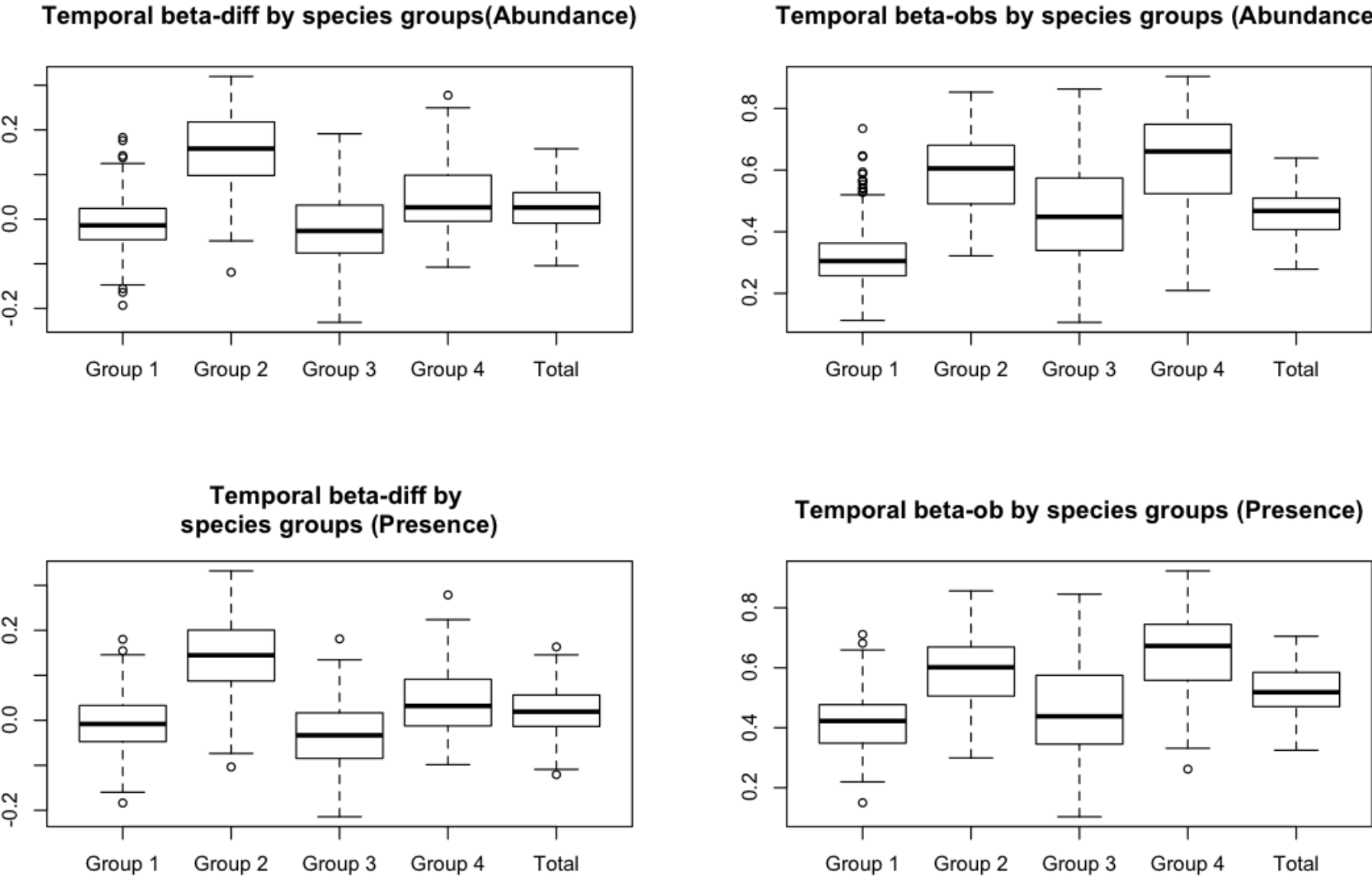
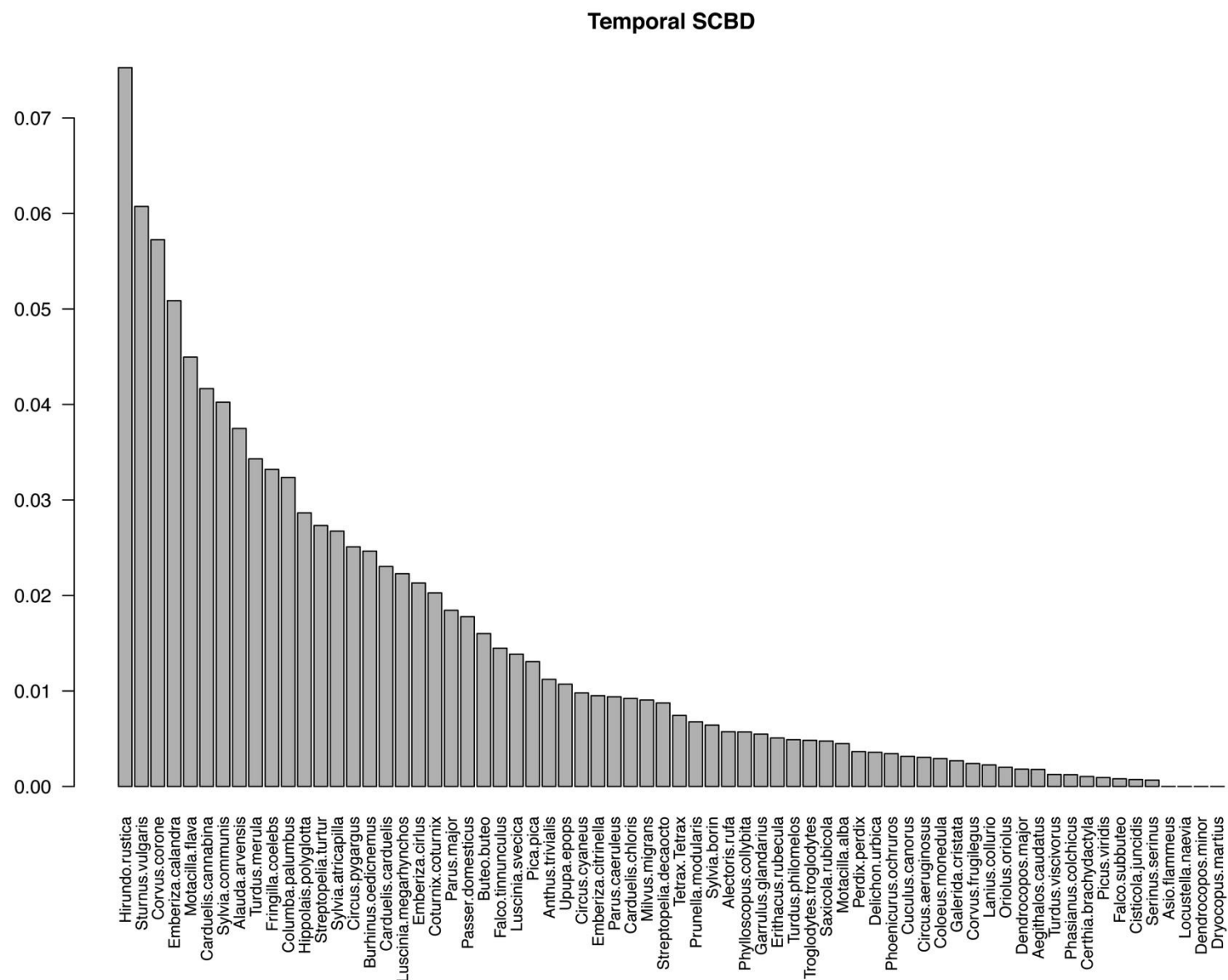


Table 2 Selected models for temporal beta-diversity

Abundance																	
	Intercept	Wooded	Mean field size	Shannon of crop	Grassland - Alfalfa	Rapseed - Mustard	Ryegrass	Maize	Pea-Flax- Bean	Sunflower	Spring cereal	Other crop	Winter Cereal	Road	Urban	Multiple R-squared	Adjusted R-squared
Global Abond Beta-Diff	0.029 (<0.001)	-0.009 (<0.01)	0.008 (<0.05)												0.012 (<0.001)	0.120	0.110
Global Abond Observed	0.029 (<0.001)	-0.010 (<0.001)		-0.003 (NS)		0.002 (NS)	-0.0002 (NS)	0.004 (NS)	0.002 (NS)							0.060	0.038
Group1 Abond Beta-Diff	-0.012 (<0.01)									0.007 (NS)	0.012 (<0.01)			0.010 (<0.05)		0.073	0.061
Group1 Abond Observed	0.324 (<0.001)	0.026 (<0.001)													0.017 (<0.05)	0.097	0.089
Group2 Abond Beta-Diff	0.158 (<0.001)		0.026 (<0.001)						-0.013 (NS)	-0.012 (NS)						0.086	0.053
Group2 Abond Observed	0.603 (<0.001)		0.018 (NS)				0.028 (<0.05)								-0.029 (<0.01)	0.158	0.131
Group3 Abond Beta-Diff	-0.001 (NS)	-0.037 (<0.001)			0.012 (NS)					0.010 (NS)			-0.016 (<0.05)		0.009 (NS)	0.135	0.108
Group3 Abond Observed	0.546 (<0.001)	-0.146 (<0.001)		-0.019 (NS)			0.031 (<0.01)		0.018 (NS)							0.411	0.396
Group4 Abond Beta-Diff	0.086 (<0.001)		0.121 (<0.001)	0.042 (<0.05)				0.124 (NS)			0.017 (NS)	-0.117 (NS)			0.024 (<0.05)	0.649	0.561
Group4 Abond Observed	0.752 (<0.001)		0.194 (<0.001)				0.204 (NS)			-0.065 (NS)		-0.206 (NS)		0.062 (<0.05)		0.480	0.376

Presence																	
	Intercept	Wooded	Mean field size	Shannon of crop	Grassland - Alfalfa	Rapseed - Mustard	Ryegrass	Maize	Pea-Flax- Bean	Sunflower	Spring cereal	Other crop	Winter Cereal	Road	Urban	Multiple R-squared	Adjusted R-squared
Global Presence Beta-Diff	0.022 (<0.001)	-0.011 (<0.001)	0.010 (<0.01)		-0.012 (<0.05)							-0.008 (NS)	-0.017 (<0.01)		0.006 (NS)	0.171	0.152
Global Presence Observed	0.523 (<0.001)			-0.010 (NS)	0.014 (NS)	0.017 (<0.01)	0.024 (<0.001)	0.024 (<0.01)	0.015 (<0.01)	0.013 (<0.05)			0.016 (NS)			0.179	0.149
Group1 Presence Beta-Diff	-0.008 (<0.05)	-0.007 (NS)	0.007 (NS)				0.008 (<0.05)			0.007 (NS)	0.010 (<0.01)			0.015 (<0.001)		0.120	0.096
Group1 Presence Observed	0.416 (<0.001)					0.009 (NS)	0.015 (<0.05)							0.013 (<0.05)		0.052	0.039
Group2 Presence Beta-Diff	0.137 (<0.001)		0.020 (<0.05)							-0.019 (NS)		-0.016 (NS)		-0.017 (NS)		0.112	0.073
Group2 Presence Observed	0.592 (<0.001)		0.026 (<0.05)		0.030 (NS)		0.034 (<0.01)						0.032 (<0.05)	-0.022 (NS)		0.199	0.154
Group3 Presence Beta-Diff	-0.028 (<0.001)	-0.018 (<0.01)			-0.012 (NS)					0.008 (NS)			-0.020 (<0.05)		0.009 (NS)	0.116	0.089
Group3 Presence Observed	0.465 (<0.001)	-0.083 (<0.01)		-0.019 (NS)			0.032 (<0.001)		0.016 (NS)							0.406	0.392
Group4 Presence Beta-Diff	0.041 (<0.001)		0.072 (<0.001)	0.034 (<0.05)				0.200 (NS)			0.032 (<0.05)	-0.191 (NS)			0.038 (<0.01)	0.678	0.597
Group4 Presence Observed	0.650 (<0.001)	-0.041 (NS)	0.075 (<0.01)				-0.048 (NS)	0.494 (<0.05)		-0.055 (NS)		-0.486 (<0.05)	0.067 (NS)		0.047 (NS)	0.536	0.367

Figure 13 Species contribution to temporal beta-diversity (Temporal SCBD)



Electronic Supplementary Material

ESM1 – Species list

SPECIES LIST	
Aegithalos caudatus	Hirundo rustica
Alauda arvensis	Lanius collurio
Alectoris rufa	Linaria cannabina
Anthus trivialis	Luscinia megarhynchos
Burhinus oedicephalus	Luscinia svecica
Buteo buteo	Milvus migrans
Carduelis carduelis	Motacilla alba
Certhia brachydactyla	Motacilla flava
Chloris chloris	Oriolus oriolus
Circus aeruginosus	Parus major
Circus cyaneus	Passer domesticus
Circus pygargus	Perdix perdix
Cisticola juncidis	Phasianus colchicus
Coloeus monedula	Phoenicurus ochrurus
Columba palumbus	Phylloscopus collybita
Corvus corone	Pica pica
Corvus frugilegus	Picus viridis
Coturnix coturnix	Prunella modularis
Cuculus canorus	Saxicola rubicola
Cyanistes caeruleus	Serinus serinus
Delichon urbicum	Streptopelia decaocto
Dendrocopos major	Streptopelia turtur
Emberiza calandra	Sturnus vulgaris
Emberiza cirrus	Sylvia atricapilla
Emberiza citrinella	Sylvia borin
Erithacus rubecula	Sylvia communis
Falco subbuteo	Tetrax tetrax
Falco tinnunculus	Troglodytes troglodytes
Fringilla coelebs	Turdus merula
Galerida cristata	Turdus philomelos
Garrulus glandarius	Turdus viscivorus
Hippolais polyglotta	Upupa epops

ESM 2 - Pearson correlation between mean value and standard deviation between years for all environmental variables

Variable	Pearson correlation between mean value and standard deviation
Linear length of field border	0.208
Mean field size	0.334
Alfalfa	0.884
Grassland	0.634
Ryegrass	0.849
Sunflower	0.799
Maize	0.678
Pea-Flax-Bean	0.930
Rapeseed-Mustard	0.829
Winter-Cereal	0.355
Spring-Cereal	0.957
Other Crops	0.652
Vineyard	0.560
Peri Urban	0.636
Built Area	0.566

ESM 3 Statistical tests of differences between mean environmental variables according to the significance of the temporal beta-diversity

A. Abundance

T.test - Linear

	-1	0	1
-1		t = 0.999, p-value = 0.319	t = 1.144, p-value = 0.259
0			t = 0.452, p-value = 0.652
1			

Mean -1 3690.437

Mean 0 3163.735

Mean 1 3081.767

T.test - Mean field size

	-1	0	1
-1		t = -0.897, p-value = 0.371	t = -0.916, p-value = 0.365
0			t = -0.137, p-value = 0.891
1			

Mean -1 11670.43

Mean 0 14195.57

Mean 1 14327.84

T.test -Wooded

	-1	0	1
		t = 0.307, p-value = 0.759	t = 0.873, p-value = 0.388
			t = 1.588, p-value = 0.114

Mean -1 75989.50

Mean 0 69559.36

Mean 1 58296.07

T.test -Grassland

	-1	0	1
		t = 1.290, p-value = 0.199	t = 1.312, p-value = 0.197
			t = 0.355, p-value = 0.723

Mean -1 16109.815

Mean 0 7589.152

Mean 1 6795.218

B. Presence

T.test - Linear

	-1	0	1
-1		t = 0.712, p-value = 0.477	t = 2.183, p-value = 0.034
0			t = 2.913, p-value < 0.01
1			

Mean -1 3488.269
Mean 0 3234.566
Mean 1 2739.355

T.test - Mean field size

	-1	0	1
-1		t = -0.720, p-value = 0.472	t = -1.858, p-value = 0.069
0			t = -3.036, p-value < 0.01
1			

Mean -1 12443.71
Mean 0 13756.95
Mean 1 16505.07

T.test -Wooded

	-1	0	1
		t = -0.198, p-value = 0.844	t = 1.382, p-value = 0.173
			t = 3.385, p-value < 0.001

Mean -1 69127.27
Mean 0 71872.66
Mean 1 49365.92

T.test -Grassland

	-1	0	1
		t = -0.028, p-value = 0.977	t = 0.856, p-value = 0.414
			t = 3.043, p-value < 0.01

Mean -1 8277.829
Mean 0 8410.383
Mean 1 3655.660

PARTIE 4

Avant-Propos et résumé du chapitre IV :

Les chapitres 2 et 3 ont permis de mettre en évidence un effet positif de l'hétérogénéité en milieu agricole sur la diversité et la stabilité des communautés. L'hétérogénéité influe donc sur la nature et la quantité d'habitats et conditionnera donc la présence ou l'absence locale des différentes espèces et leur maintien dans le milieu. Cependant on peut également supposer que la qualité de ces habitats joue également un rôle important, notamment sur l'abondance des espèces. La qualité d'un habitat pourra par exemple se définir par la quantité de ressources alimentaires dans le milieu, leur diversité ou leur qualité. Nous chercherons donc à tester dans ce chapitre si des pratiques agricoles moins intensives (comme l'agriculture biologique) peuvent avoir potentiellement un effet bénéfique. Nous étudierons pour cela l'effet local et paysager de l'agriculture biologique (AB) sur les communautés de plantes adventices des cultures. Les plantes étant à la base de la chaîne trophique, constituent en effet un niveau d'étude intéressant car pouvant être consommées par les taxons des niveaux trophiques supérieurs et pouvant être bénéfique pour différents services écosystémiques (ex : pollinisation). Le maintien d'une diversité de plantes adventices dans les milieux agricoles est donc primordial.

Nos résultats montrent premièrement une plus grande diversité de plantes adventices dans les bordures de champs qu'au centre des parcelles et dans les champs gérés en agriculture biologique que dans les champs gérés de manière conventionnelle tant en bordure qu'au centre des parcelles (différences non expliquées par les différences en terme de paysage). La différence de diversité entre les bordures et le centre de parcelles est cependant plus importante pour les champs conventionnels. Cet effet positif de l'AB s'expliquerait d'une part par un effet direct (du fait de la non-utilisation d'herbicides) et d'autre part (dans une moindre mesure) par un effet indirect du fait de la plus grande complexité (et de la nature différente) des rotations culturales en AB par rapport au conventionnel. L'AB jouerait donc à la fois un rôle positif en augmentant la qualité du milieu mais également en augmentant l'hétérogénéité du milieu par effet de contraste avec les exploitations conventionnelles.

De manière plus originale, notre étude met en avant un effet paysager de l'AB. Ainsi nos résultats montrent un effet positif de la quantité de parcelles en AB dans le paysage sur la richesse spécifique locale de la parcelle. Cet effet est visible tant pour les champs AB que conventionnels mais plus prononcé en bordure et sur les espèces rares. La bordure d'un champ conventionnel entouré de champs AB peut ainsi contenir une diversité équivalente à celle d'un champ AB entouré de champs conventionnels. La présence d'exploitations AB dans un paysage intensif serait donc bénéfique car favorisant la persistance d'espèces rares à l'échelle du paysage. Les champs AB, tout comme les bordures constitueraient des zones refuges pour les espèces les plus vulnérables à l'intensification qui pourraient ainsi se maintenir dans ces milieux très intensifs via des phénomènes de dispersion à l'échelle de la méta-communauté. Nous concluons sur les bénéfices de stratégie de conservation de type « land sharing » en favorisant le maintien de zones refuges au sein de paysages très intensifs, pouvant ainsi permettre le maintien de la biodiversité et supporter divers services écosystémiques comme la pollinisation ou le contrôle biologique.

PROCEEDINGS B

rspb.royalsocietypublishing.org

Research



Cite this article: Henckel L, Börger L, Meiss H, Gaba S, Bretagnolle V. 2015 Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. *Proc. R. Soc. B* **282**: 20150002.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0002>

Received: 1 January 2015

Accepted: 23 April 2015

Subject Areas:

ecology, environmental science, plant science

Keywords:

organic farming, agricultural intensification, landscape heterogeneity, spatial scale, weeds, agroecology

Author for correspondence:

Laura Henckel

e-mail: laura.henckel@cebc.cnrs.fr

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0002> or via <http://rspb.royalsocietypublishing.org>.

THE ROYAL SOCIETY
PUBLISHING

Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes

Laura Henckel¹, Luca Börger^{1,2}, Helmut Meiss^{1,3,4}, Sabrina Gaba³ and Vincent Bretagnolle^{1,5}

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR 7372, CNRS and Université de La Rochelle, Beauvoir-sur-Niort 79360, France

²Department of Biosciences, Swansea University, Singleton Park, Swansea SA2 8PP, UK

³INRA, UMR1347 Agroécologie, 17 Rue de Sully, Dijon cedex 21065, France

⁴IUT ENSAIA, UMR, 2 avenue de la Forêt de Haye, Vandoeuvre les Nancy 54 500, France

⁵LTER 'Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre', Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS, Villiers-en-Bois 79360, France

Agro-ecosystems constitute essential habitat for many organisms. Agricultural intensification, however, has caused a strong decline of farmland biodiversity. Organic farming (OF) is often presented as a more biodiversity-friendly practice, but the generality of the beneficial effects of OF is debated as the effects appear often species- and context-dependent, and current research has highlighted the need to quantify the relative effects of local- and landscape-scale management on farmland biodiversity. Yet very few studies have investigated the landscape-level effects of OF; that is to say, how the biodiversity of a field is affected by the presence or density of organically farmed fields in the surrounding landscape. We addressed this issue using the metacommunity framework, with weed species richness in winter wheat within an intensively farmed landscape in France as model system. Controlling for the effects of local and landscape structure, we showed that OF leads to higher local weed diversity and that the presence of OF in the landscape is associated with higher local weed biodiversity also for conventionally farmed fields, and may reach a similar biodiversity level to organic fields in field margins. Based on these results, we derive indications for improving the sustainable management of farming systems.

1. Introduction

Agricultural landscapes occupy about 40% of all terrestrial ecosystems [1], providing habitat for many animal and plant species worldwide [2]. The intensification of agricultural practices has however resulted in a general decline of farmland species adapted to more extensive farming [3–5], in response to a mixture of local (field or farm levels) and regional (landscape) processes, such as increased use of pesticides [6] and fertilizers [7], shortened crop succession [3], landscape simplification [1] and territory specialization [8]. To mitigate this biodiversity decline, agri-environmental schemes (AESs) [9] and other policy initiatives were set up, often targeting reduced agrochemical applications [10]. Organic farming (OF), an AES under European regulation, is presented as a potential compromise between assuring food security and conserving biodiversity, thanks to the banishment of chemical and inorganic fertilizers, and higher crop diversity [11].

Many studies have assessed the potential biodiversity benefits of OF in comparison with conventional farming (CONV), but a general consensus is still lacking [11,12]. At the field level, an overall positive effect of OF was detected on plant species richness [13,14], though the response is highly taxon dependent [12]. However, due to lower yields, larger surfaces are needed to maintain food production under OF, hence the net balance between positive and negative impacts is still debated [12,15,16]. OF effects at the field level

may further depend on surrounding landscapes [4,17,18]. Bengtsson *et al.* [19] proposed that OF benefits on biodiversity should increase linearly with agriculture intensification at the landscape scale. However, contrasted effects of landscape complexity have been reported [4,20–22]. Alternatively, Concepción *et al.* [23] proposed that landscape complexity may nonlinearly modify the biodiversity effects of field management, whereby below a minimal landscape complexity threshold, as well as above a saturation point, biodiversity will not increase with landscape complexity. Thus scale-dependent processes and the interplay between local and regional factors determining biodiversity loss under agricultural intensification must be further investigated [21,24].

In this context, studying ecological processes at the scale of the metacommunity [25] can be relevant to assess potential regional (i.e. landscape) effects on local community richness. Indeed, in highly heterogeneous and dynamic landscapes such as agro-ecosystems, dispersal is expected to be an essential driver that allows communities to persist in spite of landscape instability. Here, we hypothesize that local and regional processes interact in shaping biodiversity, such that landscape-scale processes may outcompete local processes. In other words, the presence of OF at the landscape scale could balance the field-level negative effects of conventional agricultural management through mass effect (species dispersing from favourable habitats in organic fields into surrounding conventional fields). To test this hypothesis, we used weed communities of winter wheat, the major crop in Europe and in France (approx. 10% of the total country area is cropped with wheat). Weeds represent the basic trophic component in agricultural food webs [26], but may induce crop yield loss [27]. Many weed species occur in both crop and non-crop areas [28,29], especially field edges where management practices are less intensive [30]. At the field scale, weeds strongly respond to OF: species richness may be about 70% higher and abundance doubled compared with CONV [12,31]. Furthermore, weed communities respond also to landscape-scale processes [32–35]. While almost all previous studies compared pairs of organic and conventional farming along a gradient of landscape complexity (e.g. [21]) or regions (e.g. [33]), here we used an unusually large dataset collected within a single landscape of 430 km² in which proportion of OF varies from 0 to more than 50% in 1 km² buffers. Using a spatially stratified design on 465 fields, we quantify the relative contribution of landscape- (proportion of OF in a 1 km buffer around a focal field) versus field-scale processes (organic or conventional management; field core versus field margin) on weed diversity at several spatial scales: within field, field, between fields and landscape. As OF systems are characterized by more diversified crop successions [36], which favours weed richness [37] as well as a clumped distribution of farms [38], we controlled for crop successions, field size, soil type, land use and semi-natural elements in our models to account for these confounding spatio-temporal effects.

2. Material and methods

(a) Study area

The study site (approx. 430 km²) is the LTER 'Zone Atelier Plaine & Val de Sèvre', located in central western France, Poitou-Charentes Region, France (46.23° N, 0.41° W; figure 1*a,b*). It is an agricultural

landscape dominated by intensive cereal production, with an average field size of 3.7 ha. Since 1994, the land use for each of the about 14 000 fields has been recorded twice per year. Using eight crop categories, land use in 2010 consisted of 38.4% cereals (mainly winter wheat, 33.5%), 10.8% meadows and alfalfa, 12.1% sunflower, 8.6% corn, 8.7% oilseed rape, 2.8% pea, 2.3% ryegrass, 3.8% other crops; and 9.5% urban and 3.0% woodland (see electronic supplementary material, S3, for details). For this study, we selected fields situated in landscapes with at least 55% crop cover (grasslands included). In 2011, 18 out of about 450 farms used OF methods (410 arable fields, excluding grassland), corresponding to a surface of 15.7 km² (3.7% of the study area; figure 1*c*), with farms having converted since 1–14 years ago (mean = 5.7 years).

(b) Weed sampling

Between 2009 and 2012, weed species were sampled in 465 wheat fields (see electronic supplementary materials S1 and S11 for details and species list, respectively), both in the field core and in the field margin. The latter is defined as the tilled zone between the field boundary and the first crop row (figure 1*d*). Over the years, field surveys varied slightly (either 32 quadrats of 4 m² in a star arrangement in the field core or 10 quadrats of 4 m² in a linear arrangement orthogonal to the tractor tracks and spaced by 10 m; figure 1*d*). In both protocols, the first quadrat was located at least 20 m from a field corner to avoid border effects. In field margin, transect started 30 m from the field margin. To homogenize sampling effort between the two protocols, species richness per field in field core was estimated over 10 quadrats using a bootstrap procedure in fields where the star arrangement protocol was applied (see electronic supplementary material S13 for details).

(c) Landscape analyses

Spatial data were treated using QGIS v. 1.7.3 (QGIS Development Team 2002–2010). The landscape was characterized by the proportion of each landscape component (forest, grassland and built area) and crop type (grouped in eight categories; see S2*b*), and the linear length of hedgerows, road/paths and rivers in buffer areas around each sampled field. The most relevant scale (buffer areas of six radii: 500, 1000, 1250, 1500, 2000 and 2500 m) at which landscape variables better explained weed diversity was selected using a model selection procedure based on the Akaike information criterion (AIC) [39]. The model most supported by the data (lowest AIC value; M3 in the following section) was the one at 1000 m. In this 1 km radius, the landscape around the focal fields was composed of 0–33% of grassland, 0–38% of forest, 0–42% of built area and 0–55% of OF with annual crops (see electronic supplementary material S3). A principal component analysis (PCA) was then conducted using the set of selected landscape variables (at the 1 km radius; see electronic supplementary material S9) to obtain a synthetic indicator of landscape complexity. The first PCA component (PC1, 25% of variance explained) summarized a gradient from simple landscapes (annual crops only and without any semi-natural elements) to more complex landscapes (mosaic of annual crops and semi-natural components, with a large proportion of grasslands, hedgerows and built areas). The second axis (PC2, 15.3% of variance explained) opposed woodland and roads/paths.

(d) Multi-model selection in multiple regression analysis

We first investigated the effects of local (field) versus regional (landscape) parameters on weed diversity per field (considering the 10 quadrats, equivalent to the γ -plot used in the additive partitioning analysis; see below), using generalized additive mixed models (GAMMs; R package 'gam4' [40,41]) to allow for

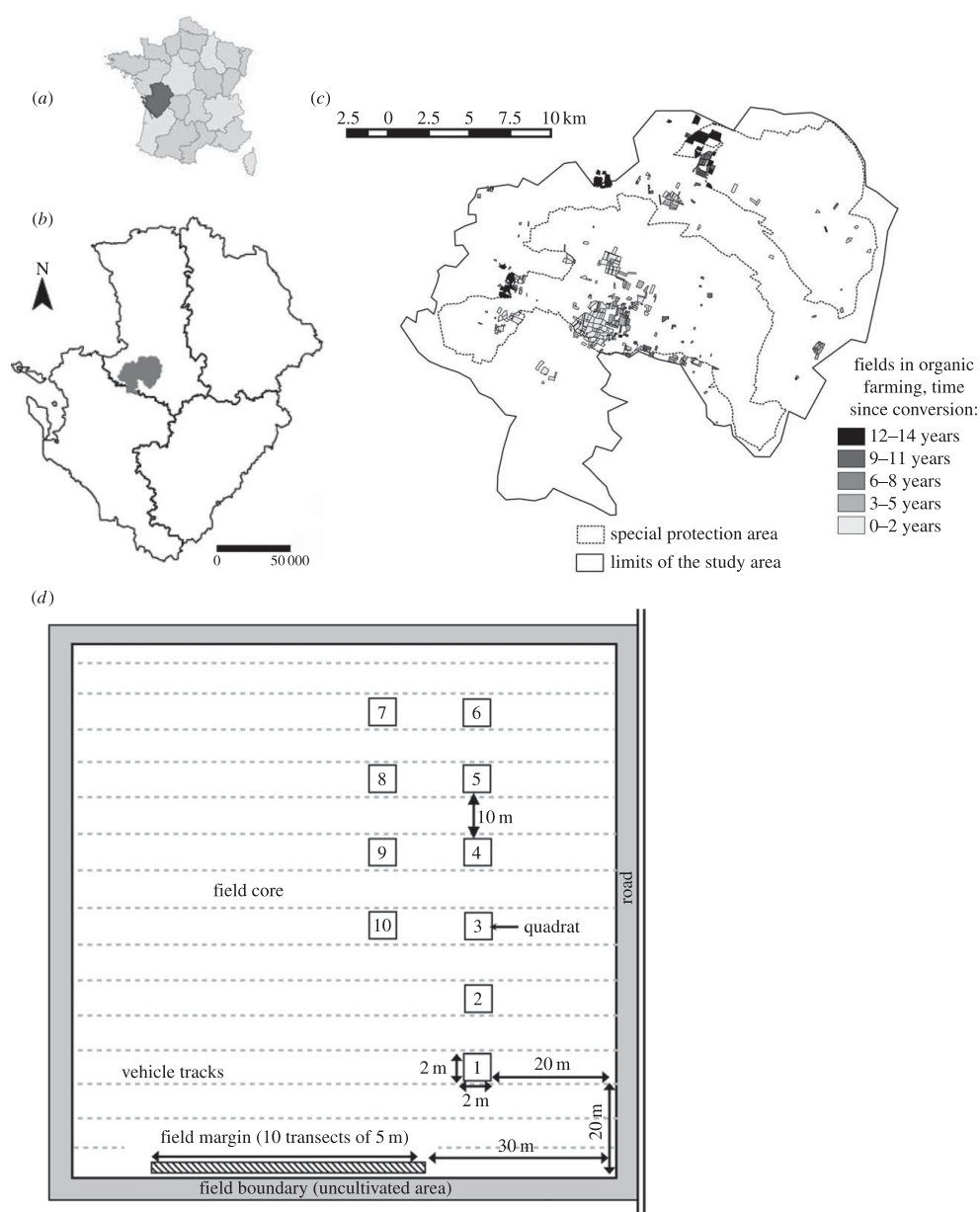


Figure 1. Location of the Plaine & Val de Sèvre study area and weed sampling design. (a) Geographical location of the Poitou-Charente region in France. (b) Location of the Plaine & Val de Sèvre study area in the Poitou-Charente region, department of Deux-Sèvres. (c) Distribution of OF in the study area; overall it covers 3.7% of the study area. (d) Sampling design of weeds (location of the quadrats and transects in a field). In each field, 10 quadrats of 4 m² were sampled in the field core, and 10 transects of 5 m in the field margin.

nonlinear relationships. In all cases, these could be approximated to quadratic functions in GLMM (lme4 v. 1.1–6 [42] in R v. 3.1.0). We then used an information-theoretic multi-model selection framework to evaluate the support from the data for five competing models of increasing complexity. A first model (M0, the 'baseline model') investigated independent variables that were considered *a priori* as confounding factors acting on species richness, namely year (four-level factor) and date of sampling (in Julian day as quadratic polynomial), soil type (three-level

factor), and field area (log-transformed). As the effect of date varied spatially (in field margin, species richness increased linearly throughout the season, but the effect was quadratic in field core), we included an interaction term between date and position in the field (field core or margin). To account for the survey design (repeated measures within each field and several fields per farmer), we used a nested random intercept structure [43,44], the 'field ID' (442 levels) nested within the 'farmer ID' (131 levels). This basic model structure was included in all the

four other competing models. A second model (M1, 'management type and position in the field model') hypothesized that weed species richness varied consistently with the management type in the field (OF versus CONV, fitted as a two-level fixed-effect factor), the position of sampling within the field (margin versus core) and their interaction. The third model (M2, the 'crop successions model') aimed at disentangling direct (i.e. ban of herbicides) versus indirect effects (i.e. crop-succession diversity) of OF on weed species richness. In preliminary analysis, we tested 5- and 10-year successions, using the percentage of the eight crop categories in the succession (see electronic supplementary material S2 for details), and kept the 10-year successions in the analysis as we obtained the lowest AIC value for this duration. Then we tested the effect of the number of crops in the succession, and the effect of the preceding crop. As the presence of grassland and corn in the 10-year succession and preceding crop were the only variables supported by the data (lowest AIC values), we kept these as proxies of OF effect. The fourth model (M3, 'landscape model') aimed at investigating the effect of landscape complexity, modelled as PC1 and PC2. Finally, in the fifth model (M4, the 'OF in the landscape model'), we added the proportion of OF in the landscape (percentage of the total area in the 1 km buffer around the sampled plot) including annual crops and grasslands (M4.a and M4.b) or annual crops only (M4.c and M4.d). We also tested the interaction between the percentage OF in the landscape and the position in the field (field core or margin).

The model selection procedure started with all two-way interactions and main effects, and was based on minimizing the AIC using the MuMIn library in R (v. 1.6.5) [45] and the *dredge* function to test all covariate combinations. All retained covariates of the lower-level models had to be included in the more complex competing models, thus the model selection procedure started with the baseline model (M0). For each model, we checked for spatial autocorrelation in the model residuals (using variograms in the geoR library v. 1.6–29 [46]); as none was found, we did not include a random effect for each point count [47]. To aid model convergence and to facilitate the interpretation, we mean-centred all numerical covariates and standardized variables by dividing by 2 s.d. [48].

(e) Additive partitioning analysis

We also analysed the effect of OF and the position in the field (field core or margin) on the α , β and γ components of diversity [49]. To avoid sample bias, we selected the same number of fields between organic and conventional fields (i.e. 77 fields in both cases) by randomly selecting the same number of conventional fields. The α -plot diversity corresponds to the mean number of species in the sampled unit (i.e. quadrat). The β -plot diversity corresponds to the difference between quadrats within a field and is calculated by the γ -plot minus the average of the α -plots, where γ -plot is the total species richness per field (sum of the 10 quadrats). The γ -field diversity is the total number of species found by class (e.g. in all the centres of organic fields). β -field diversity corresponds to the difference between fields (β -field = γ -field minus α -field), where α -field corresponds to species richness per field (so α -field = γ -plot). All analyses were undertaken first using all weed species, then repeated separately for the more common species and the less frequent species of the study area.

3. Results

Field size varied greatly across the 465 sampled fields (range 0.37–50.7 ha) and was to some extent related to management type (Welch two-sample test, mean OF = 6.7 ha, mean

CONV = 5.4 ha, $t = 1.34$, $p = 0.18$). As expected, crop successions were more diverse in OF fields than in CONV ones, with a higher number of crops in 10-year successions (OF = 6.53, CONV = 5.06, $t = 7.64$, $p < 0.001$). There was a higher percentage of spring cereal, corn and other crops, and a reduced frequency of winter cereal, rape and sunflower in OF than in CONV, while the percentage of grasslands and alfalfa were similar (electronic supplementary material S2). Similarly, landscape composition at 1 km around the fields differed between OF and CONV fields, with more alfalfa, corn or pea around OF fields, and less hedgerows, winter wheat, rape or sunflower (electronic supplementary material S3). Furthermore, as OF fields are spatially aggregated, there were more OF around the OF sampled field than the CONV ones (electronic supplementary material S3).

In total, 175 weed species were detected (see electronic supplementary material S11), including 28 common species (present in more than 25% of the fields) and 104 less frequent species (present in less than 5% of the fields; no red-listed species were recorded). As expected, weed richness was significantly higher in OF fields than in CONV ones (by roughly 50%) and in field margin than in field core. Differences in weed richness between field core and margin were higher in CONV systems (electronic supplementary material S4).

(a) Relative effects of local farming practices versus landscape complexity on weed α -diversity

Overall, we found an increase in the goodness of fit of the competing models (electronic supplementary material S12), suggesting contributing effects of local (management type and position in the field, M1, and crop-succession diversity, M2) and landscape (M3) on weed species richness. Adding the percentage of grassland and corn in the 10-year succession and the preceding crop type increased the goodness of fit of the model (electronic supplementary material S12), having a positive effect on weed richness, but it did not really affect the variation explained by OF (4.28% and 4.09% of the variation is explained by OF without and with crop succession, respectively), suggesting that the main effect of OF was not due to the differences in crop sequences.

Landscape complexity (modelled as PC1 and PC2) had no significant effects on weed richness. However, the percentage of alfalfa and the length of road/paths in a 1 km buffer around the fields had a positive effect, as did the landscape percentage of OF (electronic supplementary material S5). Moreover, the variance explained by the farming system (OF versus CONV) at the local scale was nearly halved when the percentage of OF fields in the landscape was included in the models (2.28% in M4.b model versus 4.51% in the landscape model; electronic supplementary material S12). Overall, the fixed effects in these two final models explained around 35% of the variation compared with the null model (electronic supplementary material S12).

Importantly, all final models predicted an increase of species richness with the percentage of OF in the landscape (both for OF and CONV fields and both in field margin and field core), but the interaction models (M4.b and M4.c) further indicated that species richness was especially increased in the field margin: a field margin in a CONV field surrounded by OF fields had a higher weed richness than a field margin in an OF field surrounded by CONV

fields (see electronic supplementary materials S5 and S8). Indeed, model M4.b predicted an increase from 12.4 to 13.6 species for the core of a conventional field whether surrounded by 0 or 50% OF, whereas the increase was from 17.4 to 21.2 in its field margin. For an OF field, the increase was from 17.1 to 18.8 (0 to 50% OF in the landscape) in the field core and 19.5 to 23.7 in field margin (figure 2a).

(b) Diversity partitioning: effect of organic farming on β -diversity

In the 74 fields of each class, we found a γ -diversity of 118 species in field margins and 90 in field cores for OF, compared with 110 and 82, respectively, in CONV fields; of all species, 40 were only found in OF fields while 22 were only found in CONV. The additive partitioning approach indicated that the largest part of the diversity was due to the β -field diversity (i.e. diversity between fields; electronic supplementary material S10), especially for less frequent species (figure 2c). For the less frequent species, γ -diversity in field margin was higher in OF (56 species) than in CONV (48 species), with a similar difference in field core (30 versus 22 species; figure 2c). The α -field diversity of less frequent species increased with the percentage of OF in the surrounding landscape, especially in field margins (figure 2d). A similar trend was observed in field cores of conventional fields (electronic supplementary material S6). For the common species (figure 2b), we did not observe any differences in γ -diversity between OF and CONV or between field margin and field core, suggesting similar species pools (electronic supplementary material S7). Diversity components of common species varied between the core field in CONV versus OF fields, with a higher contribution of the β -field diversity and lower α -plot and β -plot diversity in CONV (figure 2b), suggesting that common weeds were less frequent in CONV, leading to differences in the between-fields diversity. Altogether, these results support the positive effect of OF in the landscape on weed diversity, an effect larger in the field margins than in the core, and larger also for less frequent than for common species.

4. Discussion

(a) Weed diversity in organic and conventional wheat fields

Weed community composition is strongly affected by application of herbicides, fertilization and mechanical weed control, the latter being mostly used in organic farms [50–53]. OF fields in general harbour more insect-pollinated plants [54], forbs [55], and rare or threatened weeds [56,57], and fewer nitrophilous species [31,56], while conventional fields have fewer broad-leaved species due to the use of auxin herbicides to control them [58], and more herbicide resistant weeds, in particular grasses [59]. Though in some cases OF may not increase weed species richness [60,61], our results agree with most previous studies [11,12,33], indicating a positive effect on weed species richness (roughly +30% in the latter studies compared with +48.9% in the field core and +30% in the field margin in this study). We also found that magnitude of the difference between field core and margin was higher in CONV than in OF, in accordance with Gabriel *et al.* [33] and other studies that demonstrated that field boundaries can act as refugia for many weeds

species including species threatened by agricultural intensification [29,62]. Our results support that the release of herbicides and the combination of less intense agricultural practices (e.g. weed harrow, reduced use of fertilizers) in OF fields may favour weed species that are not adapted to conventional systems either because of their sensitivity to chemical control or a high level of nitrogen [37,50,54]. A greater proportion of grassland in the succession may also explain this pattern, as the presence of grassland (and alfalfa) tends to increase weed diversity while decreasing the relative abundance of annual weed species [63]. Therefore, at the local scale, both the agricultural practices associated with OF and the field history (crop succession) seem to act on weed richness.

(b) Regional effects are driven by the amount of organic farms in the landscape

Several studies have demonstrated the role of landscape in shaping weed communities [4,23,64–66], though in some cases this was only detected in OF and not in CONV fields [33], or even not supported [67]. In all these studies, regional effects were accounted for by semi-natural elements. In our study, we did not observe a landscape complexity effect. Instead, we found a strong landscape effect of OF that can even exceed local effects of field management. Gabriel *et al.* [33] also found a beneficial effect of OF in the landscape, however in the latter study the beneficial effect was only found in OF fields, contrary to our results showing positive effects for both OF and CONV fields (especially in field margins). In Gabriel *et al.*'s [33] study, conventional farms surrounded by organic farms used more synthetic fertilizers and herbicides than conventional farms surrounded mainly by conventional farms, possibly removing the landscape effect on CONV fields. This difference between the two studies may highlight the filtering effect of conventional management (especially chemical fertilization and herbicides) in field cores that prevent species richness from equalling that of OF, conversely in field margins where farming practices are less intensive. In addition, despite a large range of landscape complexity around focal fields, local effects (OF versus CONV) did not vary with landscape complexity, as also found by Winqvist *et al.* [21], and contrary to Concepción *et al.* [23], weed richness was not higher in intermediate landscape complexity but increased linearly with the percentage of OF in the landscape, as predicted by Bengtsson *et al.* [19].

(c) The role of organic fields in sustaining metacommunity dynamics

We showed that differences in weed richness between OF and CONV systems were mostly explained by the higher diversity of less frequent species in OF fields, suggesting that the main effect of OF at the landscape scale on species richness acts through the effect on less frequent species in field margins. Higher values of diversity and higher density of weeds in the seed bank of organic fields have already been reported, both in field cores and margins [50]. However, the main proposed factor determining seed bank size was crop seed origin from organic farms, which would favour the entry of weed seeds, but this argument cannot explain the increased weed diversity in CONV fields found in our study. We alternatively suggest that spatio-temporal flows of seeds influence weeds in local communities (i.e. semi-natural or crop fields)

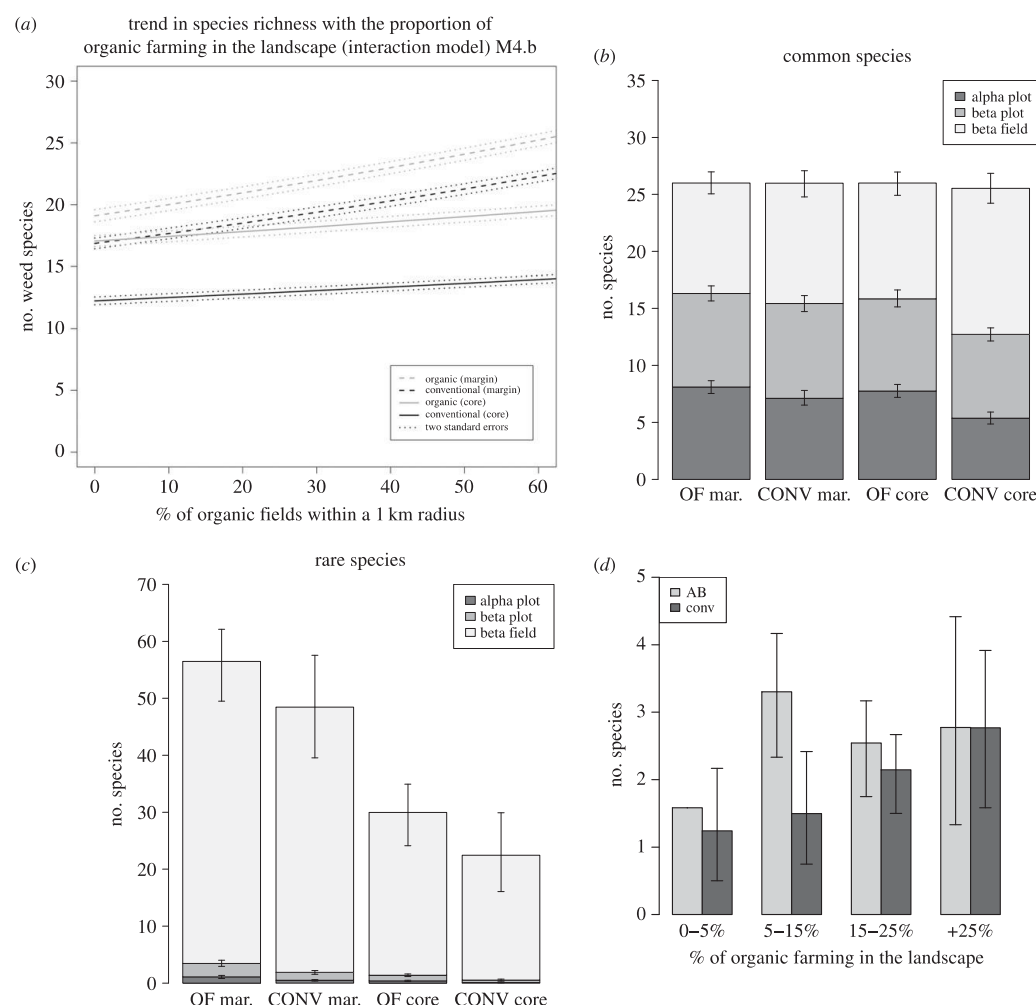


Figure 2. Predictions of the final model for weed species richness (α -field diversity), biodiversity partitioning (α , β , γ) of species richness for the common and less frequent species, and observed mean species richness of less frequent species in field margins (α -field diversity), depending on the % of OF in the landscape. (a) Model predictions for the response of species richness (α -field diversity) to the proportion of OF in the landscape (model M4.b) in both organic and conventional fields, and both in field margins and field cores. The model shows an increase of species richness both in OF and conventional fields, and both in field cores and margins with the % of OF in the landscape but this response is stronger for field margins. (b) Additive partitioning approach of biodiversity (more common species). The figure shows the mean α , β and γ diversity for organic and conventional fields (core and margin) with the same number of fields per category (74 fields). One thousand repetitions were done by bootstrapping and we calculated the mean and the 95% CI for species richness by class on these repetitions. This figure shows that if γ -diversity for abundant species seems equal between field cores and margins and OF and conventional fields, we observe that α -diversity of conventional field cores appears lower. (c) Additive partitioning approach of biodiversity (less frequent species). One thousand repetitions were done by bootstrapping and we calculated the mean and the 95% CI for species richness by class on these repetitions (74 fields). We observe that the diversity of rare species is mostly explained by β -field diversity, and that diversity (both α and β) appears lower in field core than in field margin and in conventional than in OF fields. (d) Mean diversity of the field margins for less frequent species depending on the percentage of OF in the landscape. The species richness of each class was calculated on the same number of fields (12 fields). One thousand repetitions were done by bootstrapping, and we calculated the mean and the 95% confidence interval for species richness by class on these repetitions. We observe that diversity increase with the percentage of OF in the landscape, both for OF and conventional fields.

by generating mass effect [68] and source–sink dynamics [69,70]. Such dynamics involve interactions among local communities at large scales (i.e. the agricultural landscape), as in a metacommunity [25]. Among the metacommunity paradigms, the ‘species-sorting’ and ‘mass effects’ require that different patches have different conditions and be sufficiently connected to allow local coexistence of species with different performances and competitive abilities [25]. Therefore, mass

effect through dispersal from field margins could act at the field scale, as previously proposed by Poggio *et al.* [71], while heterogeneous habitats provided by variation in farming systems across the agricultural landscape may ensure weed regional coexistence through species sorting, as suggested by Perronne *et al.* [35]. Spatial dispersal is not recognized as the main process involved in weed landscape dynamics, with temporal dispersion through the seed bank typically suggested

as the main process as a buffer memory of past infestations [72]. However, weed species spatial dispersal by farming practices has long been present in the agroecosystem [73]. Based on our results, we propose that the persistence of species (especially the less frequent ones) in agricultural landscapes relies on two different strategies, both belonging to the storage effect [74], in response to the high disturbance regime typical of crop successions in intensively farmed landscapes. Species with high dispersal rates will benefit from variation in the occurrence of habitat disturbances across the agricultural landscape (i.e. a spatial storage effect), while other less frequent species will have a high persistence rate in the seed bank, allowing them to respond to temporal variation in habitat disturbances. The role of OF within the metacommunity dynamic would thus be twofold. First, as less intensively disturbed habitat, OF enhances the diversity of less frequent species through a temporal storage effect. Second, species loss in more intensively disturbed habitats (i.e. conventional fields) would be compensated by a spatial storage effect allowing for dispersal. Interestingly, some evidence for the storage effect hypothesis has recently been provided for weed coexistence. García De León *et al.* [75], in a long-term experiment, showed that the variation of climatic conditions can modify interspecific competition, for species sharing similar resource requirement (fertilization type and level) but differing by the adaptation to climate, allowing coexistence between these species to be maintained, and suggesting the importance of storage effects to maintain diversity. Moreover, using simulations, Bianchi *et al.* [18] showed that the response of organisms to the landscape proportion of OF may depend on the movement ability of the organisms (see also [76]), as well as on the degree of spatial aggregation of OF fields, especially at intermediate levels of proportion of OF.

5. Conclusion

Our results suggest that a major benefit of OF systems lies in the persistence, at the landscape scale, of less frequent species (see also [6,77,78]) through a metacommunity effect: OF fields, and field margins of both management types, provide habitats for less frequent weed species [56,57], and high density of OF fields enhances weed diversity in farmland landscapes. Thus, landscape heterogeneity *per se* is not sufficient for maintaining regional weed diversity, but rather the finer-grain heterogeneity and availability of ruderal habitats (characteristic of OF), acting as refugia for annual plants, is the key driver. Improving such habitats may have a lower effect on crop production (i.e. less frequent species are in field margins and are rarely abundant in the field core), but may support other ecological services such as pollination [26,79,80]. Our results also suggest that biodiversity and crop production may be supported in landscapes with less intensively farmed fields according to a land-sharing strategy, although further studies incorporating weed abundance (rather than just richness) need to be conducted.

Authors' contributions. V.B. conceived and coordinated the study. V.B., S.G., L.B. and L.H. designed the study. L.H. and H.M. carried out part of fieldwork. H.M. managed the datasets. L.H. and S.G. drafted the manuscript. L.H., L.B., S.G. and V.B. carried out the statistical analyses. All authors gave final approval for publication and contributed to the writing.

Funding. We acknowledge ANR AGROBIOSE, BIODIAGRIM and DYNARURABIO for funding the study.

Acknowledgements. We thank M. Roncorini, E. Cadet and T. Fanjas for carrying the main part of fieldwork. For very useful comments, we thank Jan Bengtsson and an anonymous reviewer, as well as the associate editor Colin Osborne.

References

- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin JL. 2011 Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* **14**, 101–112. (doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x)
- Pimentel D, Stachow U, Takacs DA, Brubaker HW, Dumas AR, Meaney JJ, Onsi DE, Corzilius DB. 1992 Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. *Bioscience* **42**, 354–362. (doi:10.2307/1311782)
- Benton TG, Vickery J, Wilson JD. 2003 Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* **18**, 182–188. (doi:10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Batáry P, Báldi A, Kleijn D, Tscharntke T. 2011 Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proc. R. Soc. B* **278**, 1894–1902. (doi:10.1098/rspb.2010.1923)
- Storkey J, Meyer S, Still KS, Leuschner C. 2012 The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proc. R. Soc. B* **279**, 1421–1429. (doi:10.1098/rspb.2011.1686)
- Hyvönen T. 2007 Can conversion to organic farming restore the species composition of arable weed communities? *Biol. Conserv.* **137**, 382–390. (doi:10.1016/j.biocon.2007.02.021)
- Bischoff A, Mahn E-G. 2000 The effects of nitrogen and diaspore availability on the regeneration of weed communities following extensification. *Agric. Ecosyst. Environ.* **77**, 237–246. (doi:10.1016/S0167-8809(99)00104-8)
- Stoate C, Boatman N, Borralho R, Carvalho CR, de Snoo GR, Eden P. 2001 Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* **63**, 337–365. (doi:10.1006/jema.2001.0473)
- Henle K *et al.* 2008 Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe: a review. *Agric. Ecosyst. Environ.* **124**, 60–71. (doi:10.1016/j.agee.2007.09.005)
- Barzman M, Dachbrodt-Saaydeh S. 2011 Comparative analysis of pesticide action plans in five European countries. *Pest Manage. Sci.* **6**, 1481–1485. (doi:10.1002/ps.2283)
- Hole DG, Perkins AJ, Wilson JD, Alexander IH, Grice PV, Evans AD. 2005 Does organic farming benefit biodiversity? *Biol. Conserv.* **122**, 113–130. (doi:10.1016/j.biocon.2004.07.018)
- Tuck SL, Wingqvist C, Mota F, Ahnström J, Turnbull LA, Bengtsson J. 2014 Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* **51**, 746–755. (doi:10.1111/1365-2664.12219)
- Fuller R *et al.* 2005 Benefits of organic farming to biodiversity vary among taxa. *Biol. Lett.* **1**, 431–434. (doi:10.1098/rsbl.2005.0357)
- Gibson RH, Pearce S, Morris RJ, Symondson WOC, Memmott J. 2007 Plant diversity and land use under organic and conventional agriculture: a whole-farm approach. *J. Appl. Ecol.* **44**, 792–803. (doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01292.x)
- de Ponti T, Rijk B, van Ittersum MK. 2012 The crop yield gap between organic and conventional agriculture. *Agric. Syst.* **108**, 1–9. (doi:10.1016/j.agry.2011.12.004)
- Gabriel D, Sait SM, Kunin WE, Benton TG. 2013 Food production vs. biodiversity: comparing organic and conventional agriculture. *J. Appl. Ecol.* **50**, 355–364. (doi:10.1111/1365-2664.12035)
- Concepción ED *et al.* 2012 Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *J. Appl. Ecol.* **10**, 1365–2664. (doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02131.x)
- Bianchi FJJA, Ives AR, Schellhorn NA. 2013 Interactions between conventional and organic

- farming for biocontrol services across the landscape. *Ecol. Appl.* **23**, 1531–1543. (doi:10.1890/12-1819.1)
19. Bengtsson J, Ahnström J, Weibull A. 2005 The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* **42**, 261–269. (doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01005.x)
20. Rundlöf M, Smith HG. 2006 The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context. *J. Appl. Ecol.* **43**, 1121–1127. (doi:10.1111/j.1365-2664.2006.01233.x)
21. Winqvist C *et al.* 2011 Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe. *J. Appl. Ecol.* **48**, 570–579. (doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01950.x)
22. Batáry P, Sutcliffe L, Dormann CF, Tschamtké T. 2013 Organic farming favours insect-pollinated over non-insect pollinated forbs in meadows and wheat fields. *PLoS ONE* **8**, e54818. (doi:10.1371/journal.pone.0054818)
23. Concepción ED, Díaz M, Baquero RA. 2008 Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecol.* **23**, 135–148. (doi:10.1007/s10980-007-9150-2)
24. Lüscher G, Jeanneret P, Schneider MK. 2014 Responses of plants, earthworms, spiders and bees to geographic location, agricultural management and surrounding landscape in European arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* **186**, 124–134. (doi:10.1016/j.agee.2014.01.020)
25. Leibold MA *et al.* 2004 The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* **7**, 601–613. (doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x)
26. Marshall EJP, Brown VK, Boatman ND, Lutman PJW, Squire GR, Ward LK. 2003 The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Res.* **43**, 77–89. (doi:10.1046/j.1365-3180.2003.00326.x)
27. Oerke EC. 2006 Crop losses to pests. *J. Agric. Sci.* **144**, 31–43. (doi:10.1017/S0021859605005708)
28. Alignier A, Bretagnolle V, Petit S. 2012 Spatial patterns of weeds along a gradient of landscape complexity. *Basic Appl. Ecol.* **13**, 328–337. (doi:10.1016/j.baae.2012.05.005)
29. Fried G, Petit S, Dessaint F, Reboud X. 2009 Arable weed decline in Northern France: crop edges as refugia for weed conservation. *Biol. Conserv.* **142**, 238–243. (doi:10.1016/j.biocon.2008.09.029)
30. Wilson PJ, Aebischer NJ. 1995 The distribution of dicotyledonous arable weeds in relation to distance from the field edge. *J. Appl. Ecol.* **32**, 295–310. (doi:10.2307/2405097)
31. Hyvönen T, Ketoja E, Salonen J, Jalli H, Tiainen J. 2003 Weed species diversity and community composition in organic and conventional cropping of spring cereals. *Agric. Ecosyst. Environ.* **97**, 131–149. (doi:10.1016/s0167-8809(03)00177-8)
32. Gabriel D, Roschewitz I, Tschamtké T, Thies C. 2006 Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecol. Appl.* **16**, 2011–2021. (doi:10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2)
33. Gabriel D, Sait SM, Hodgson JA, Schmutz U, Kunin WE, Benton TG. 2010 Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecol. Lett.* **13**, 858–869. (doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01481.x)
34. Gaba S, Chauvel B, Dessaint F, Bretagnolle V, Petit S. 2010 Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agric. Ecosyst. Environ.* **138**, 318–323. (doi:10.1016/j.agee.2010.06.005)
35. Perronne R, Le Corre V, Bretagnolle V, Gaba S. 2015 Stochastic processes and crop types shape weed community assembly in arable fields. *J. Veget. Sci.* **26**, 348–359. (doi:10.1111/jvs.12238)
36. Lechenet M, Bretagnolle V, Bockstaller C, Boissinot F, Petit M-S, Petit S, Munier-Jolain NM. 2014 Reconciling pesticide reduction with economic and environmental sustainability in arable farming. *PLoS ONE* **9**, e97922. (doi:10.1371/journal.pone.0097922)
37. Romero A, Chamorro L, Sans FX. 2008 Weed diversity in crop edges and inner fields of organic and conventional dryland winter cereal crops in NE Spain. *Agric. Ecosyst. Environ.* **124**, 97–104. (doi:10.1016/j.agee.2007.08.002)
38. Gabriel D, Carver SJ, Durham H, Kunin WE, Palmer RC, Sait SM, Stagl S, Benton TG. 2009 The spatial aggregation of organic farming in England and its underlying environmental correlates. *J. Appl. Ecol.* **46**, 323–333. (doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01624.x)
39. Burnham KP, Anderson DR. 2004 Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Methods Res.* **33**, 261–304. (doi:10.1177/0049124104268644)
40. Scheipl F. 2009 *amer*: additive mixed models with lme4. See <http://CRAN.R-project.org/package=amer>.
41. Wood SN. 2004 Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *J. Am. Stat. Assoc.* **99**, 673–686. (doi:10.1198/016214504000009080)
42. Bates D, Maechler M, Bolker B. 2014 lme4: linear mixed-effects models using Eigen and R package version 1.1–6. See <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>.
43. Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS. 2009 Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* **24**, 127–135. (doi:10.1016/j.tree.2008.10.008)
44. Pinheiro JC, Bates DM. 2000 *Mixed-effects models in S and S-Plus*. New York, NY: Springer.
45. Barton K. 2011 *MuMIn: multi-model inference*. R package v. 1.6.5. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. See <http://CRAN.R-project.org/package=MumIn>.
46. Ribeiro JRPJ, Diggle PJ. 2001 geoR: a package for geostatistical analysis. See <http://cran.r-project.org/web/packages/geoR/index.html>.
47. Betts MG, Ganio LM, Huso MMP, Som NA, Huettmann F, Bowman J, Wintle BA. 2009 Comment on 'Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review'. *Ecography* **32**, 374–378. (doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05562.x)
48. Schielzeth H. 2010 Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods Ecol. Evol.* **1**, 103–113. (doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x)
49. Crist TO, Veech JA, Gering JC, Summerville KS. 2003 Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *Am. Nat.* **162**, 734–743. (doi:10.1086/378901)
50. José-Maria L, Sans FX. 2011 Weed seedbanks in arable fields: effects of management practices and surrounding landscape. *Weed Res.* **51**, 631–640. (doi:10.1111/j.1365-3180.2011.00872.x)
51. Doucet C, Weaver SE, Hamill AS, Zhang J. 1999 Separating the effects of crop rotation from weed management on weed density and diversity. *Weed Sci.* **47**, 729–735.
52. Hyvönen T, Salonen J. 2002 Weed species diversity and community composition in cropping practices at two intensity levels—a six-year experiment. *Plant Ecol.* **159**, 73–78. (doi:10.1023/A:101558 0722191)
53. Hawes C, Squire GR, Hallett PD, Watson CA, Young M. 2010 Arable plant communities as indicators of farming practice. *Agric. Ecosyst. Environ.* **138**, 17–26. (doi:10.1016/j.agee.2010.03.010)
54. Hald A. 1999 Weed vegetation (wild flora) of long established organic versus conventional cereal fields in Denmark. *Ann. Appl. Biol.* **134**, 307–314. (doi:10.1111/j.1744-7348.1999.tb05269.x)
55. Moreby SJ, Aebischer NJ, Southway SE, Sotherton NW. 1994 A comparison of the flora and arthropod fauna of organically grown winter wheat in Southern England. *Ann. Appl. Biol.* **125**, 13–27. (doi:10.1111/j.1744-7348.1994.tb04942.x)
56. Rydberg NT, Milberg P. 2000 A survey of weeds in organic farming in Sweden. *Biol. Agric. Hortic.* **18**, 175–185. (doi:10.1080/01448765.2000.9754878)
57. Van Elsen T. 2000 Species diversity as a task for organic agriculture in Europe. *Agric. Ecosyst. Environ.* **77**, 101–109. (doi:10.1016/s0167-8809(99)00096-1)
58. Kudsk P, Streibig JC. 2003 Herbicides: a two-edged sword. *Weed Res.* **43**, 90–102. (doi:10.1046/j.1365-3180.2003.00328.x)
59. Heap I. 1997 The occurrence of herbicide-resistant weeds worldwide. *Pest. Sci.* **51**, 235–243. (doi:10.1002/(SICI)1096-9063(199711)51:3<235::AID-PS649>3.0.CO;2-N)
60. Kleijn D, Berendse F, Smit R, Gilissen N. 2001 Agri-environment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* **413**, 723–725. (doi:10.1038/35099540)
61. Weibull AC, Östman Ö, Granqvist Å. 2003 Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodivers. Conserv.* **12**, 1335–1355. (doi:10.1023/A:102361717780)
62. Smart SM, Bunce RGH, Firbank LG, Coward P. 2002 Do field boundaries act as refugia for grassland plant species diversity in intensively managed agricultural landscapes in Britain? *Agric. Ecosyst. Environ.* **91**, 73–87. (doi:10.1016/S0167-8809(01)00259-6)

63. Meiss H, Médiène S, Walldardt R, Caneill J, Bretagnolle V, Reboud X, Munier-Jolain N. 2010 Perennial lucerne affects weed community trajectories in grain crop rotations. *Weed Res.* **50**, 331–340. (doi:10.1111/j.1365-3180.2010.00784.x)
64. Gabriel D, Thies C, Tschamtké T. 2005 Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspect. Plant. Ecol. Evol. Syst.* **7**, 85–93. (doi:10.1016/j.ppees.2005.04.001)
65. Duelli P, Obrist MK. 2003 Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic Appl. Ecol.* **4**, 129–138. (doi:10.1078/1439-1791-00140)
66. Kleijn D, Sutherland WJ. 2003 How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *J. Appl. Ecol.* **40**, 947–969. (doi:10.1111/j.1365-2664.2003.00868.x)
67. Armengot L, José-María L, Blanco-Moreno JM, Romero-Puente A, Sans FX. 2011 Landscape and land-use effects on weed flora in Mediterranean cereal fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* **142**, 311–317. (doi:10.1016/j.agee.2011.06.001)
68. Shmida A, Wilson MV. 1985 Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* **12**, 1–20. (doi:10.2307/2845026)
69. Holt RD. 1985 Density-independent mortality, nonlinear competitive interactions, and species coexistence. *J. Theor. Biol.* **116**, 479–493. (doi:10.1016/S0022-5193(85)80084-9)
70. Pulliam HR. 1988 Sources, sinks and population regulation. *Am. Nat.* **132**, 652–661. (doi:10.1086/284880)
71. Poggio SL, Chaneton EJ, Ghera CM. 2010 Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biol. Conserv.* **143**, 2477–2486. (doi:10.1016/j.biocon.2010.06.014)
72. Bärberi P, Cozzani A, Macchia M, Bonari E. 1998 Size and composition of weed seedbank under different management systems for continuous maize cropping. *Weed Res.* **38**, 319–334. (doi:10.1046/j.1365-3180.1998.00098.x)
73. Benvenuti S. 2007 Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biol. Manage.* **7**, 141–157. (doi:10.1111/j.1445-6664.2007.00249.x)
74. Chesson P. 2000 Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* **31**, 343–366. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343)
75. García De León D, Storkey J, Moss SR, González-Andújar JL. 2014 Can the storage effect hypothesis explain weed co-existence on the Broadbalk long-term fertiliser experiment? *Weed Res.* **54**, 1365–1380. (doi:10.1111/wre.12097)
76. Schellhorn NA, Bianchi FJJA, Hsu CL. 2014 Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annu. Rev. Entomol.* **59**, 559–581. (doi:10.1146/annurev-ento-011613-161952)
77. Aavik T, Liira J. 2010 Quantifying the effect of organic farming, field boundary type and landscape structure on the vegetation of field boundaries. *Agric. Ecosyst. Environ.* **135**, 178–186. (doi:10.1016/j.agee.2009.09.005)
78. Pywell RF, Heard MS, Bradbury RB, Hinsley S, Nowakowski M, Walker KJ, Bullock JM. 2012 Wildlife-friendly farming benefits rare birds, bees and plants. *Biol. Lett.* **8**, 772–775. (doi:10.1098/rsbl.2012.0367)
79. Isaacs R, Kirk AK. 2010 Pollination services provided to small and large highbush blueberry fields by wild and managed bees. *J. Appl. Ecol.* **47**, 841–849. (doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01823.x)
80. Bretagnolle V, Gaba S. 2015 Weeds for bees: a review. *Agron. Sustain. Dev.* (doi:10.1007/s13593-015-0302-5)

SUPPLEMENTARY MATERIAL

ESM 1

Table 1. Sample size

	2009		2010		2011		2012		Total	
	<i>Center</i>	<i>Edge</i>	<i>Center</i>	<i>Edge</i>	<i>Center</i>	<i>Edge</i>	<i>Center</i>	<i>Edge</i>	<i>Center</i>	<i>Edge</i>
Organic Farming	16	13	13	13	18	18	31	30	78	74
Conventional	145	147	99	98	119	121	24	23	387	389
Total	161	160	112	111	137	139	55	53	465	463
									928	

ESM 2

A. Crop sequences differences between organic and conventional fields

	% in a 5 year sequence		t test		% in a 10 year sequence		t test	
	Organic	Conventional	t	p-value	Organic	Conventional	t	p-value
Number of different crop	3.87	3.52	3.292	p < 0.01 **	6.53	5.06	7.647	p < 0.001 ***
Winter cereal	43.12	51.77	-3.592	p < 0.001 ***	54.61	61.99	-3.562	p < 0.001 ***
Spring cereal	5.97	2.03	3.562	p < 0.001 ***	5.53	1.61	4.713	p < 0.001 ***
Winter dicotyledon	7.53	15.57	-5.347	p < 0.001 ***	9.34	15.48	-5.065	p < 0.001 ***
Spring dicotyledon	20.78	19.43	0.649	0.517 NS	19.21	18.61	0.400	0.689 NS
Alfalfa	5.19	4.69	0.255	0.799 NS	5.39	4.28	0.743	0.458 NS
Grassland	5.19	3.91	0.860	0.392 NS	5.79	3.90	1.174	0.241 NS
Corn	9.87	3.23	3.183	p < 0.01 **	8.82	4.52	2.502	0.014 *
Other crop	2.34	0.47	2.482	0.015 *	1.32	0.74	1.344	0.179 NS

Significance Codes

p<0.001 *** 0.001<p<0.01 ** 0.01<p<0.05 * 0.05<p<0.1 (.) NS (trend) 0.05<p NS

The total percentage can exceed 100% due to intercropping (so possibly several crops per year).

B. Detail of crop categories

Crop	Categories
Winter wheat	Winter cereal
Raygrass	Winter cereal
Winter oats	Winter cereal
Winter barley	Winter cereal
Winter rye	Winter cereal
Spring barley	Spring cereal
Moha	Spring cereal
Sorghum	Spring cereal
Millet	Spring cereal
Oilseed rape	Winter dicotyledon
Faba beans	Winter dicotyledon
Corn	Corn

Crop	Categories
Sunflower	Spring dicotyledon
Pea	Spring dicotyledon
Flax	Spring dicotyledon
Alfalfa	Alfalfa
Grassland	Grassland
Clover	Grassland
Tobacco	Other crops
legume garden	Other crops
bare soil	Other crops
fallow	Other crops
Other rare crops*	Other crops

* beetroot, opium, hemp, camelina sativa, lentil

ESM 3. Landscape differences between organic and conventional fields

			Mean % in 1km radius buffer		Mean area in m ² (or linear length in m)		t-test	
			Organic	Conventional	Organic	Conventional	t	p-value
Semi-natural components and perennial crops	Area	Grassland	4.65	5.65	145 711	176 876	-3.071	p < 0.01 **
		Alfalfa	7.37	5.49	230 724	171 745	4.047	p < 0.001 ***
		Clover	0.12	0.05	3 851	1 539	2.301	0.023 *
		Built area	6.59	6.27	206 311	196 168	0.771	0.442 NS
		Forest	3.39	3.72	105 946	116 394	-0.712	0.477 NS
	Linear components	Hedgerows	0.25	0.28	7 877	8 829	-2.665	p < 0.01 **
		Paths	0.16	0.17	5 143	5 339	-1.219	0.224 NS
		Roads	0.17	0.18	5 404	5 679	-2.153	0.032 *
		Rivers	0.07	0.05	2 046	1 541	2.771	p < 0.01 **
	Annual crops	Winter wheat	33.60	37.93	1 055 510	1 191 481	-5.181	p < 0.001 ***
		Moha	0.16	0.48	4 878	15 217	-6.694	p < 0.001 ***
		Winter barley	6.19	2.81	194 319	88 168	8.873	p < 0.001 ***
		Spring barley	2.38	1.36	74 812	42 583	3.147	p < 0.01 **
		Oat	0.37	0.35	11 618	10 922	0.359	0.720 NS
		Rye	0.05	0.03	1 435	976	0.440	0.661 NS
		Sorghum/ Millet	0.00	0.08	0	2 500	-5.207	p < 0.001 ***
		Rape	5.27	10.12	164 726	316 669	-11.919	p < 0.001 ***
		Sunflower	11.37	12.88	355 753	403 006	-3.148	p < 0.01 **
		Corn	6.09	4.75	190 510	148 756	2.472	0.014 *
		Pea	2.28	1.53	71 421	47 743	3.534	p < 0.001 ***
		Faba Bean	0.27	0.15	8 574	4 676	1.691	0.092 (.) NS
		Mustard	0.07	0.03	2 261	817	2.295	0.023 *
		Flax	0.97	0.73	30 377	22 989	1.785	0.074 NS
		Tobacco	0.00	0.01	0.00	345	-2.504	0.013 *
		Vineyard	0.14	0.18	4 423	5 552	-1.611	0.108 NS
		Ryegrass	2.30	2.40	72 383	75 390	-0.373	0.709 NS
		Ploughing	0.41	0.47	12 901	14 619	-0.562	0.575 NS
		Other crops*	6.15	2.75	193 147	86 463	4.146	p < 0.001 ***
Organic farming in the landscape around the sampled fields		Annual crop and grassland	26.85	4.55	839 978	142 314	15.791	p < 0.001 ***
		Annual crop	21.17	3.44	662 258	107 505	15.348	p < 0.001 ***
	Significance Codes p<0.001 *** 0.001<p<0.01 ** 0.01<p<0.05 * 0.05<p<0.1 (trend) (.) NS 0.05<p NS							

* beetroot, opium, hemp, camelina sativa, lentil

ESM 4. Summary statistics of weed species richness

	Mean α field-diversity	
	Organic	Conventional
Field core	20.4 \pm 7.0 (range: 6-41)	13.7 \pm 6.1 (range: 1:39)
Field margin	24.7 \pm 9.4 (range: 3-52)	19.0 \pm 8.4 (range: 2-46)
Mean richness (field core and margin)	22.5 \pm 8.5	16.3 \pm 7.8

ESM 5. Coefficients in the full model (M4.b "Organic farming in the landscape")

	Factors terms	Variance	Std error
Random effect			
Field and farmer ID	Field ID nested in Farmer ID	0.05	0.221
	Farmer ID	0.02	0.144

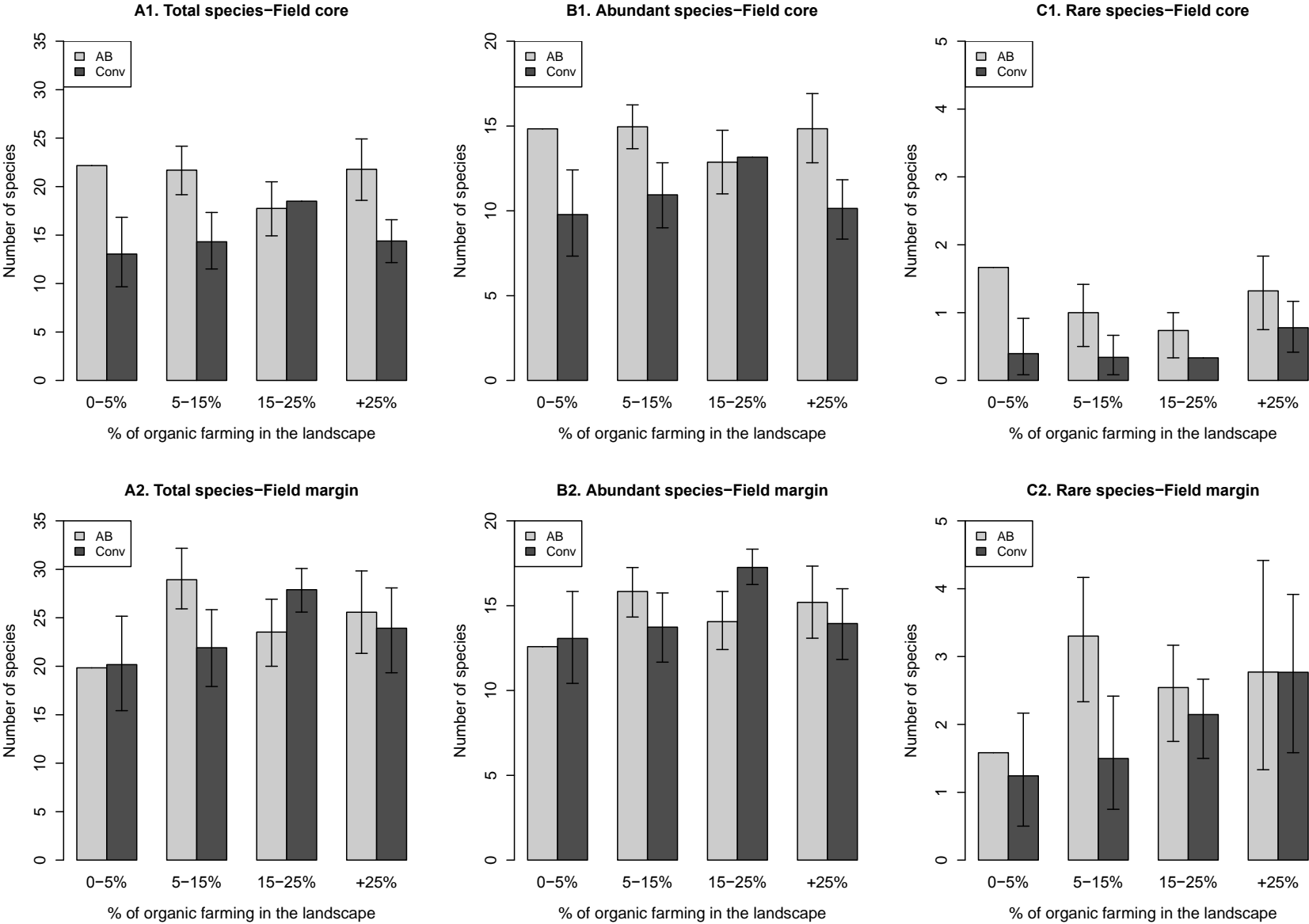
	Factors/numeric terms	Coefficient	Std error	P-value
Fixed Effect				
	Intercept	2.97	0.07	< 0.001 ***
Soil type	Red soil	-0.10	0.08	0.203
	Calcareous valley	0.07	0.11	0.515
Area	Log (area)	-0.06	0.03	0.076
Date and year	Date	1.22	0.32	< 0.001 ***
	Date ²	-0.99	0.32	< 0.010 **
	Date:Position(field core)	-0.13	0.35	0.710
	Date ² :Position(field core)	0.13	0.34	0.708
	Year 2010	0.16	0.04	< 0.001 ***
	Year 2011	0.23	0.04	< 0.001 ***
	Year 2012	0.09	0.06	0.110
Position on the field and management type	Organic / field core	-0.13	0.04	< 0.01 **
	Conventional / Position(field margin)	-0.11	0.07	0.111
	Conventional /Position(field core)	-0.45	0.07	< 0.001 ***
Crop successions	% of grassland in the 10 year sequence	0.16	0.03	< 0.001 ***
	% of corn in the 10 year sequence	-0.07	0.03	0.022 *
	Previous crop : spring cereal	-0.24	0.10	0.019 *
	Previous crop : winter dicotyledon	-0.14	0.04	< 0.001 ***

Landscape model (1km radius)	Previous crop : spring crop	-0.03	0.03	0.335
	Previous crop : alfalfa	-0.16	0.08	0.046 *
	Previous crop : grassland	0.05	0.12	0.654
	% of alfalfa	0.05	0.03	0.157
	Lenght of paths/roads	0.06	0.03	0.056
	% of organic field	0.13	0.04	< 0.010 **
	% of organic field x Position (field core)	-0.07	0.04	0.074

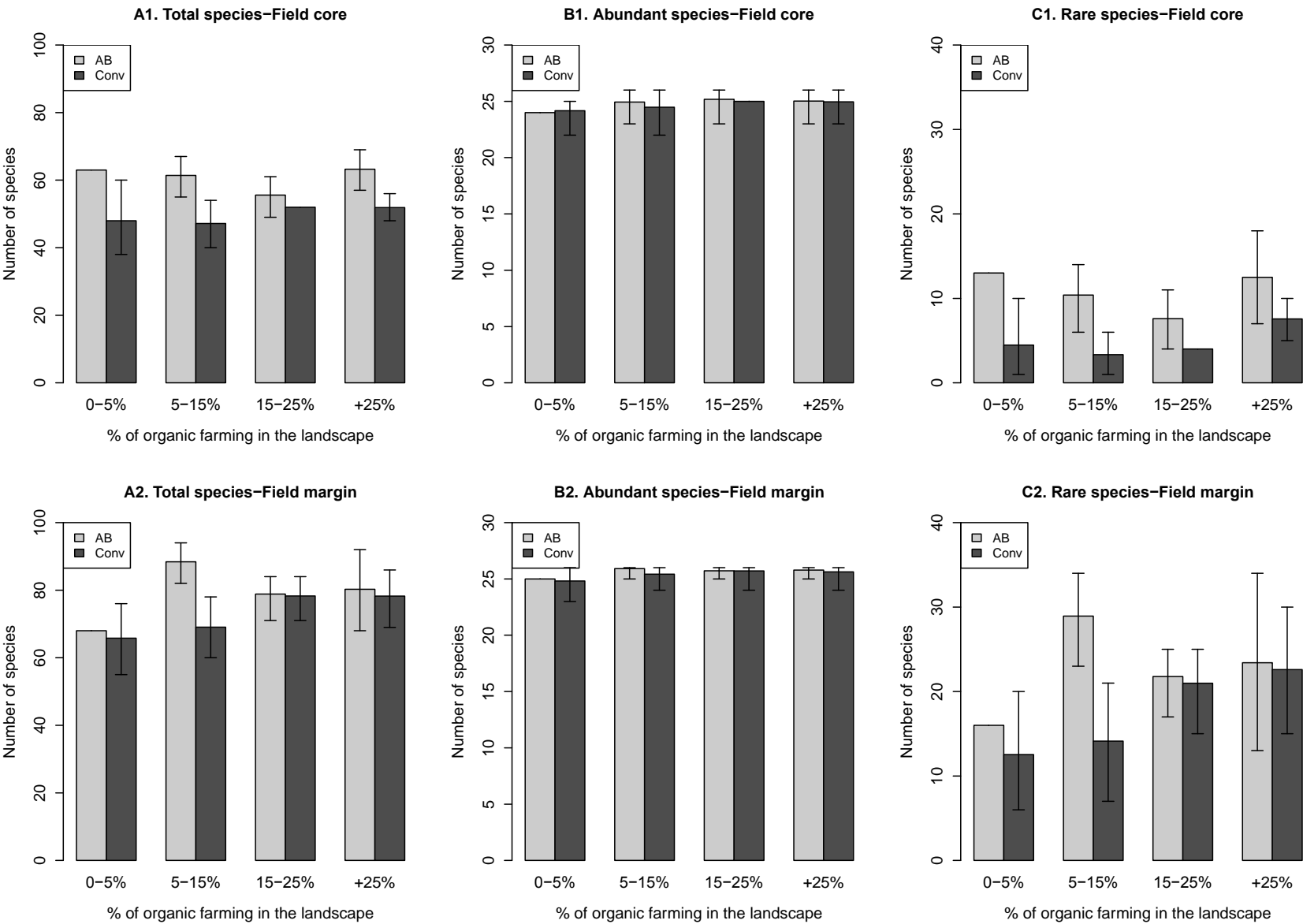
Intercept	
Soil	Calcareous plain
Field management	Organic
Position	Margin
Previous crop	Winter cereal
Year	2009

Significiance Codes				
p<0.001 ***	0.001<p<0.01 **	0.01<p<0.05 *	0.05<p<0.1 (.) NS (trend)	0.05<p NS

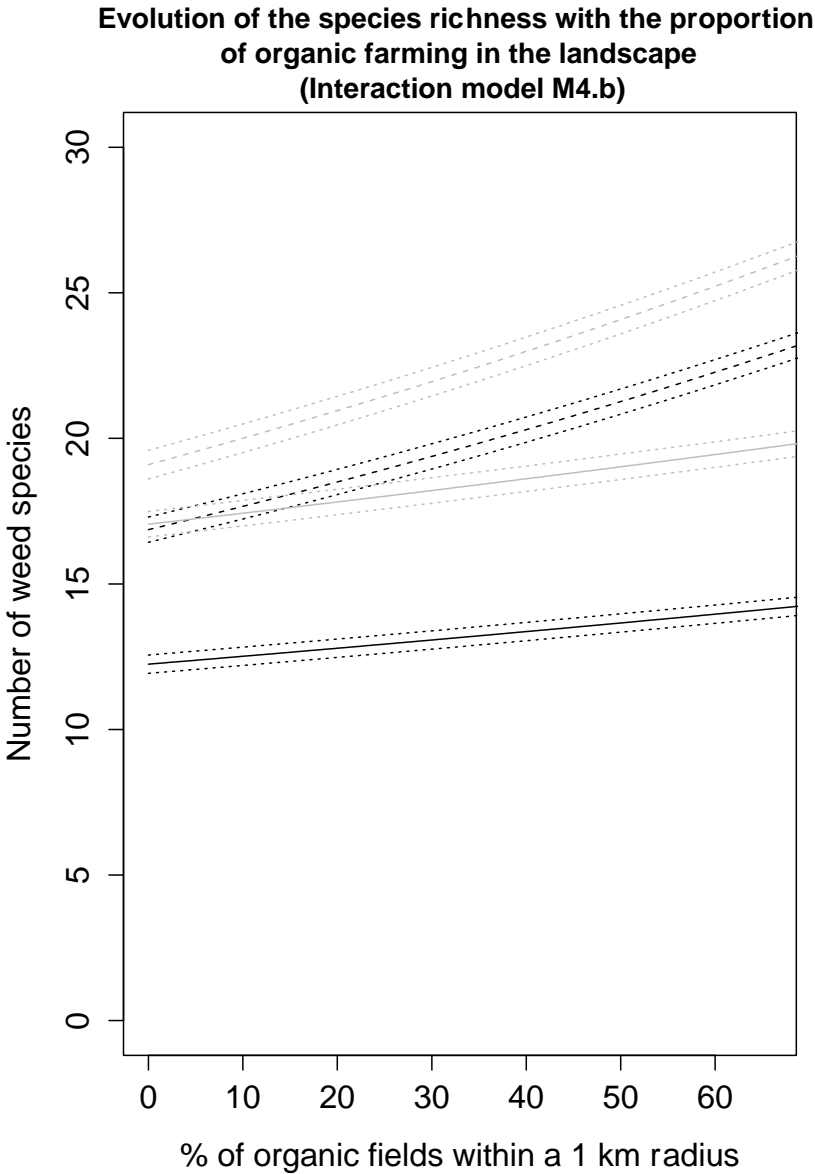
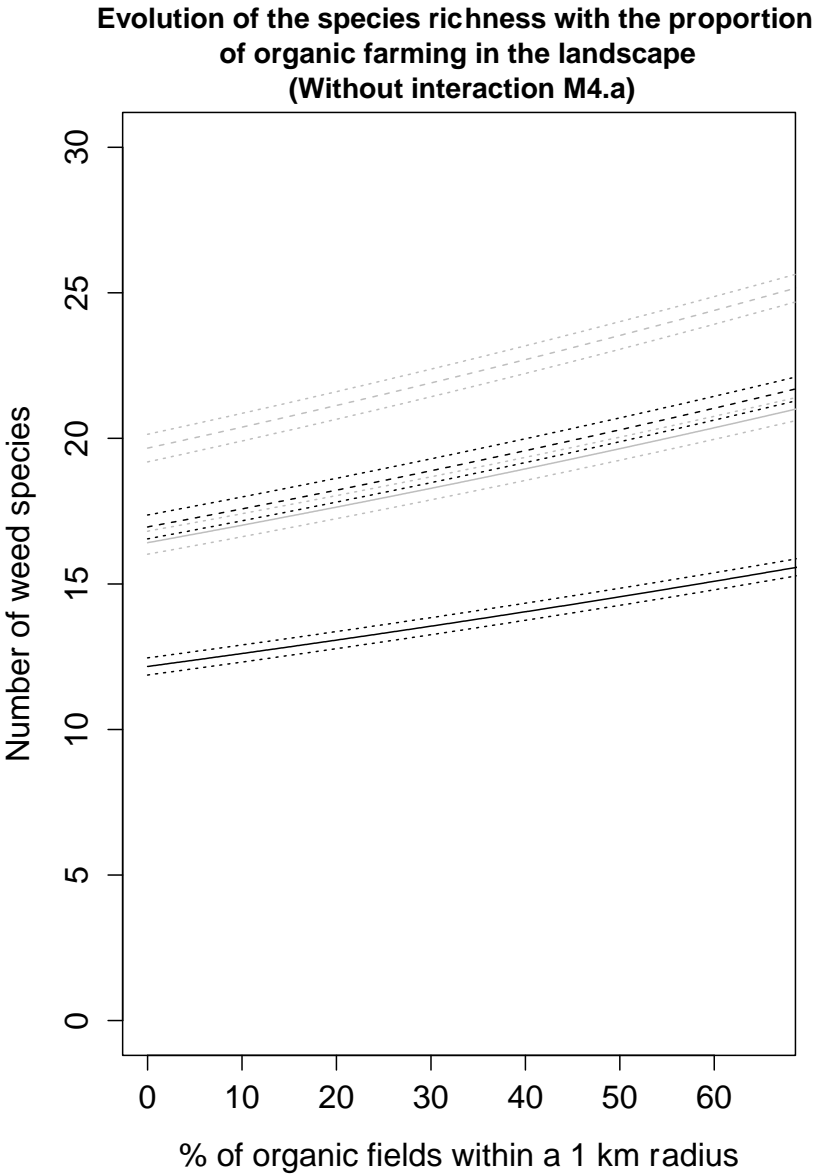
ESM 6. α field diversity depending on the % of organic farming in the landscape



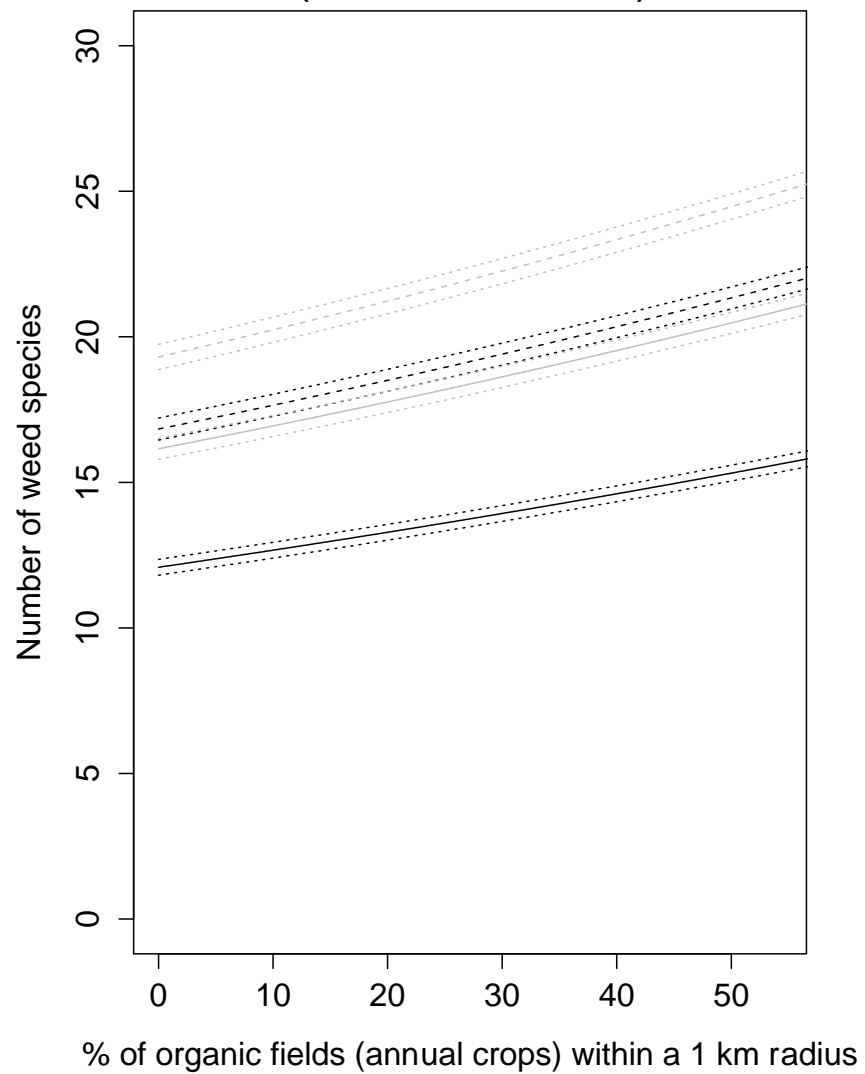
ESM 7. γ field diversity depending on the % of organic farming in the landscape



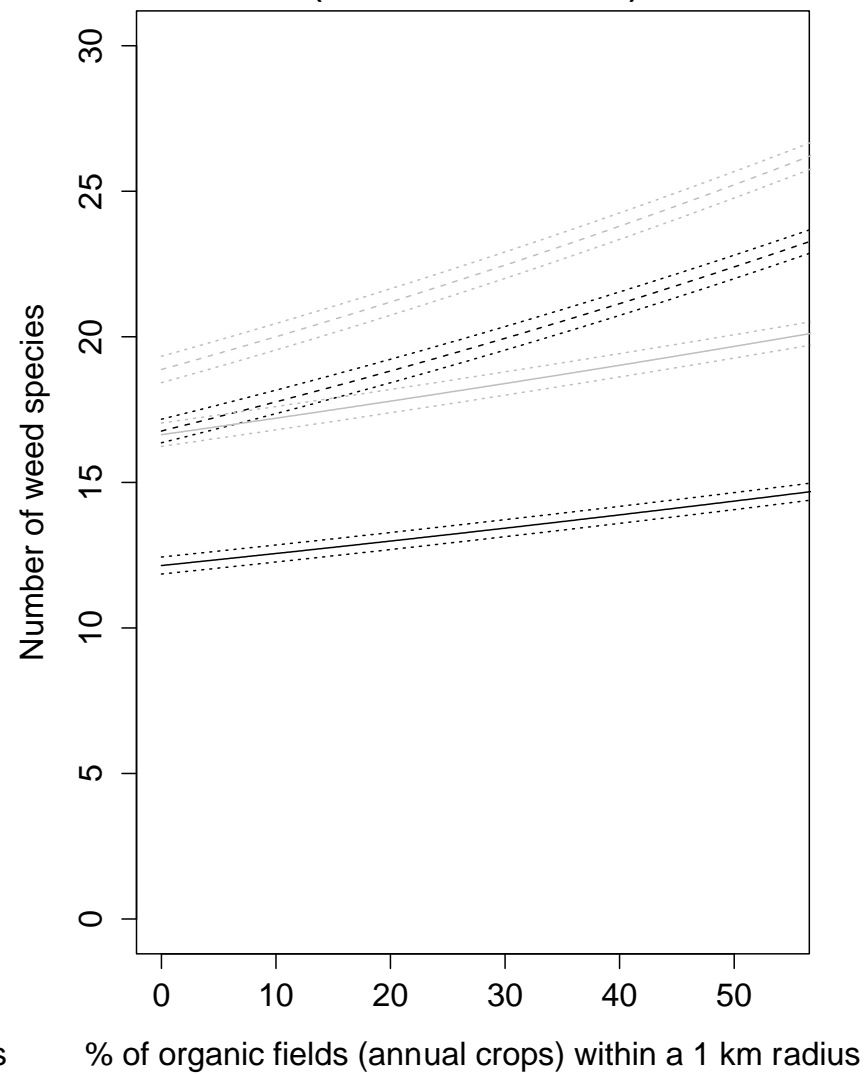
ESM 8. Predictions of the four final models (glmm) for species richness in relation to the percentage of organic farming in the landscape



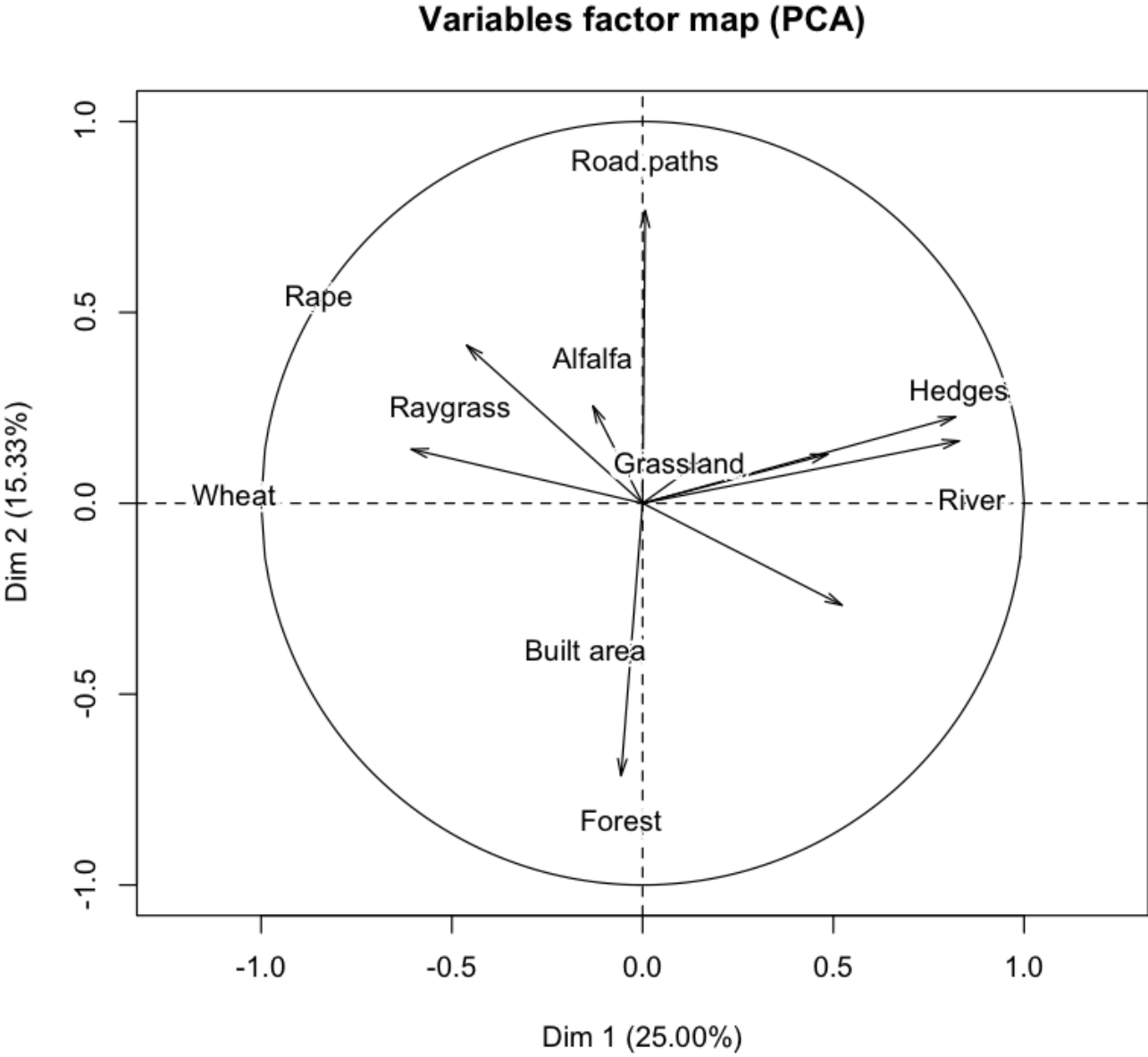
Evolution of the species richness with the proportion of organic farming (annual crops) in the landscape
(Without interaction M4.c)



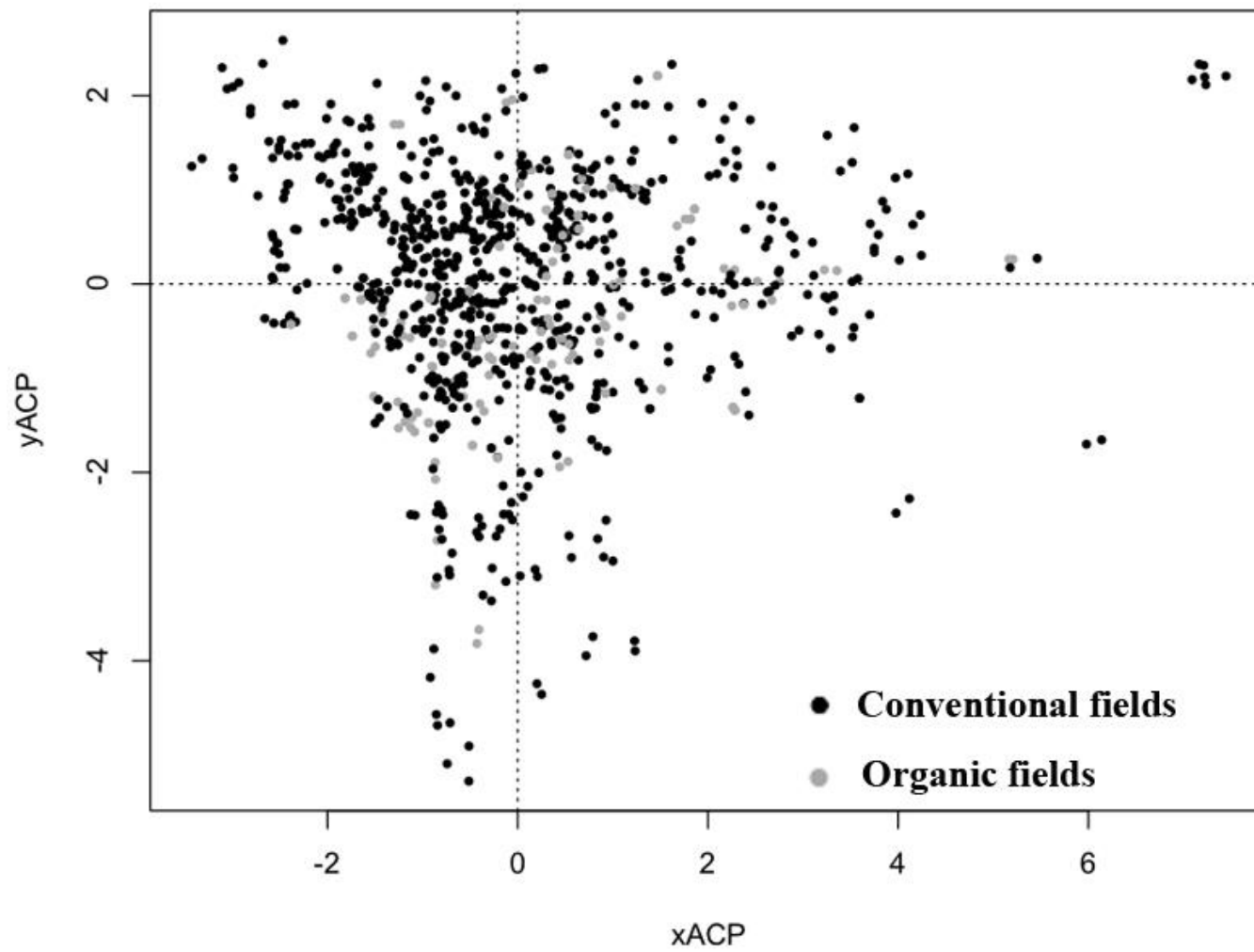
Evolution of the species richness with the proportion of organic farming (annual crops) in the landscape
(Interaction model M4.d)



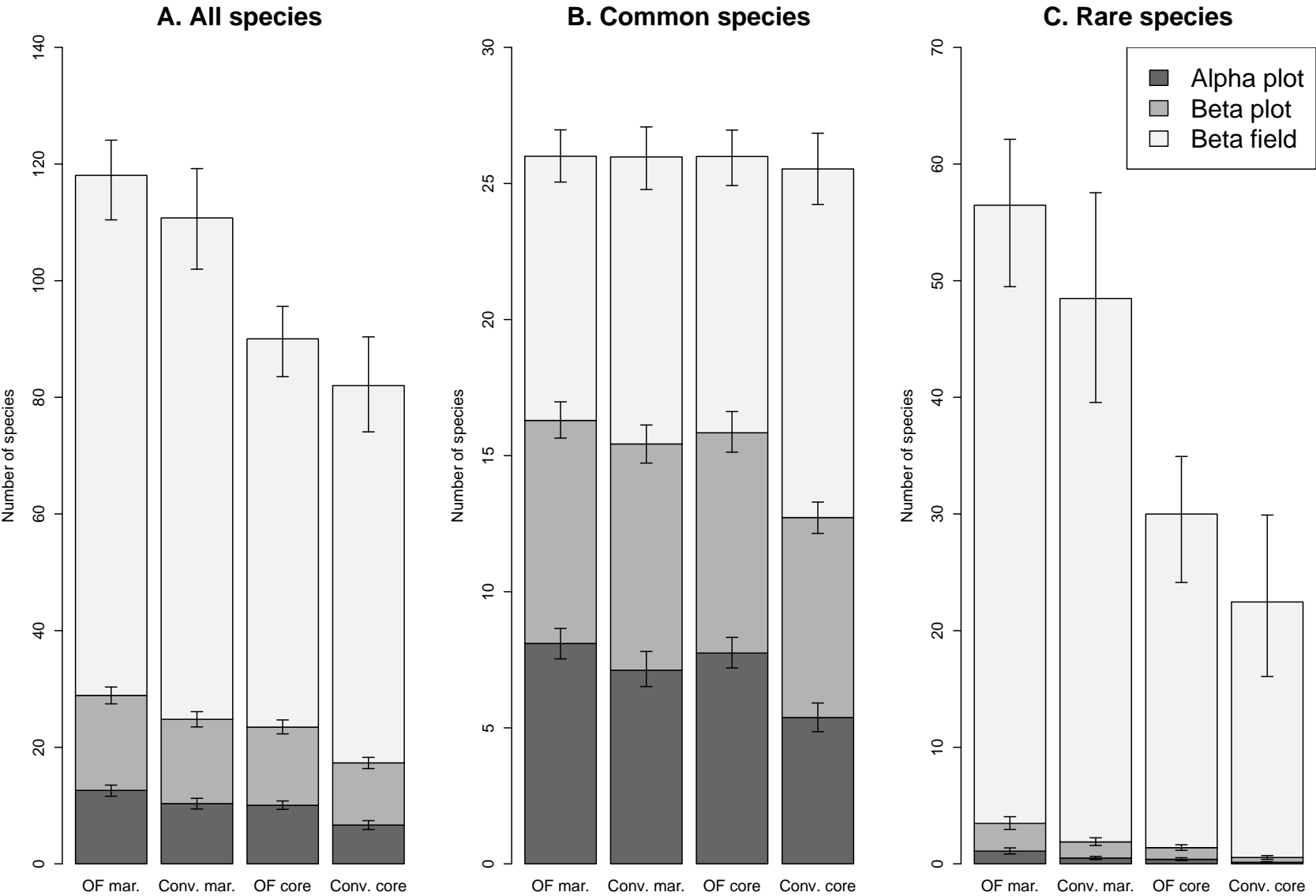
ESM9. PCA on environmental variables



Cloud of individuals (fields)



ESM 10. Additive diversity partitioning according to species occurrences



ESM 11. Species list and occurrences

Species	Status	N total counted in the study area	Occurrence (%)
Veronica-sp	Abundant	1715	82,09
Galium-sp	Abundant	856	71,54
Fallopia-convolvulus	Abundant	838	74,11
Geranium-sp	Abundant	781	44,50
Polygonum-sp	Abundant	741	62,94
Mercurialis-annua	Abundant	699	61,79
Convolvulus-arvensis	Abundant	666	58,78
Chenopodium-sp	Abundant	551	47,96
Cirsium-sp	Abundant	548	47,96
Viola-sp	Abundant	545	48,05
Anagallis-sp	Abundant	493	43,44
Papaver-rhoeas	Abundant	482	42,55
Bromus-sp	Abundant	435	35,99
Alopecurus-sp	Abundant	419	37,15
Lamium-sp	Abundant	395	31,12
Sinapis-sp	Abundant	375	33,07
Sonchus-sp	Abundant	375	32,09
Kickxia-sp	Abundant	348	30,50
Poa-sp	Abundant	342	25,53
Picris-spp	Abundant	321	24,82
Tree-sp	Abundant	317	27,75
Atriplex-patula	Abundant	296	26,15
Silene-sp	Abundant	291	25,18
Stellaria-media	Abundant	291	25,80
Fumaria-officinalis	Abundant	285	25,18
Torilis-sp	Intermediate	275	23,58
Senecio-sp	Intermediate	269	23,67
Euphorbia-sp	Intermediate	259	20,92
Rubus-sp	Intermediate	249	22,07
Helianthus-annuus	Intermediate	243	21,45
Daucus-carota	Intermediate	241	21,37
Avena-sp	Intermediate	231	20,48
Myosotis-sp	Intermediate	230	20,39
Aphanes-arvensis	Intermediate	223	19,77
Lolium-sp	Intermediate	192	17,02
Taraxacum-officinale	Intermediate	191	16,93
Falcaria-vulgaris	Intermediate	185	16,40
Sherardia-arvensis	Intermediate	185	16,40
Elytrigia-Agropyron-repens	Intermediate	156	13,83

Lapsana-communis	Intermediate	155	13,74
Scandix-pecten-veneris	Intermediate	141	12,50
Rumex-sp	Intermediate	130	11,52
Ranunculus-sp	Intermediate	125	9,93
Medicago-sp	Intermediate	115	10,02
Stachys-sp	Intermediate	115	10,02
Vicia-sp	Intermediate	113	9,84
Solanum-nigrum	Intermediate	106	9,40
Valerianella-sp	Intermediate	94	8,16
Petroselinum-segetum	Intermediate	87	7,62
Capsella-spp	Intermediate	78	6,83
Carduus-spp	Intermediate	75	6,65
Arum-spp	Intermediate	73	6,38
Ammi-majus	Intermediate	69	6,12
Lythospermum-sp	Intermediate	69	6,12
Repousses-Brassica-napus-colza	Intermediate	69	6,03
Trifolium-spp	Intermediate	69	5,94
Plantago-sp	Intermediate	68	5,32
Festuca-sp	Intermediate	65	5,67
Matricaria-sp	Intermediate	63	5,59
Allium-sp	Intermediate	62	5,50
Lactuca-serriola	Intermediate	59	5,23
Cerastium-sp	Rare	52	4,61
Potentilla-reptans	Rare	52	4,61
Reseda-sp	Rare	48	4,17
Ornithogalum-sp	Rare	46	4,08
Arenaria-serpyllifolia	Rare	45	3,99
Thlaspi-arvense	Rare	44	3,90
Tordylium-maximum	Rare	39	3,46
Crepis-sp	Rare	38	3,37
Silybum-marianum	Rare	38	3,37
Hedera-helix	Rare	36	3,19
z-uncknow	Rare	35	2,57
Legousia-sp	Rare	32	2,84
Malva-sp	Rare	29	2,57
Dactylis-glomerata	Rare	27	2,39
Adonis-sp	Rare	26	2,30
Alliaria-petiolata	Rare	26	2,30
Hypericum-sp	Rare	26	2,30
Achillea-millefolium	Rare	24	2,13
Erodium-sp	Rare	23	2,04
Taraxacum-agg-ruderalis	Rare	23	2,04
Urtica-sp	Rare	23	2,04
Centaurea-spp	Rare	22	1,95
Epilobium-tetragonum	Rare	21	1,86

Arrhenatherum-sp	Rare	18	1,60
Muscari-spp	Rare	17	1,51
Aethusa-cynapium	Rare	14	1,24
Agrostis-spp	Rare	11	0,98
Cardamine-hirsuta	Rare	11	0,98
Lathyrus-sp	Rare	11	0,98
Rapistrum-rugosum	Rare	10	0,89
Calepina-irregularis	Rare	9	0,80
Calystegia-sepium	Rare	9	0,80
Linaria-sp	Rare	9	0,80
z-unknown-Apiacee	Rare	9	0,80
z-unknown-Graminee	Rare	9	0,80
Anthemis-cotula	Rare	8	0,71
Anthriscus-caucalis	Rare	8	0,71
Vulpia	Rare	8	0,71
Arabidopsis-thaliana	Rare	7	0,62
Bryonia-cretica-dioica	Rare	7	0,62
Pastinaca-sativa	Rare	7	0,62
Primula-sp	Rare	7	0,62
Arctium-spp	Rare	6	0,53
Ononis-sp	Rare	6	0,53
unknown-Lamiacee	Rare	6	0,53
Clematis-vitalba	Rare	5	0,44
Glechoma-hederacea	Rare	5	0,44
Knautia-arvensis	Rare	5	0,44
Mentha-sp	Rare	5	0,44
Rosa sp	Rare	5	0,44
Conyza-sumatrensis	Rare	4	0,35
Erophila-verna	Rare	4	0,35
Eryngium-campestre	Rare	4	0,35
Hordeum-sp	Rare	4	0,35
Linum-usitatissimum	Rare	4	0,35
Papaver-dubium	Rare	4	0,35
Rubia-peregrina	Rare	4	0,35
Setaria-spp	Rare	4	0,35
Solanum-dulcamara	Rare	4	0,35
Agrimonia-eupatoria	Rare	3	0,27
Amaranthus-sp	Rare	3	0,27
Aristolochia-clematitis	Rare	3	0,27
Bellis-perennis	Rare	3	0,27
Caucalis-sp	Rare	3	0,27
Chlorophytum comosum	Rare	3	0,27
Dipsacus-fullonum	Rare	3	0,27
Holcus-sp	Rare	3	0,27
Sanguisorba-minor	Rare	3	0,27

Scabiosa columbaria	Rare	3	0,27
Smyrniolum olusatrum	Rare	3	0,27
Spergula-arvensis	Rare	3	0,27
z-unknown-Liliaceae	Rare	3	0,27
z-unknown-luisante	Rare	3	0,27
Ambrosia-artemisiifolia	Rare	2	0,18
Anthericum liliago	Rare	2	0,18
Aquilegia-vulgaris	Rare	2	0,18
Artemisia-vulgaris	Rare	2	0,18
Avenula pubescens	Rare	2	0,18
Bidens-sp	Rare	2	0,18
Bifora-radians	Rare	2	0,18
Cardaria-draba	Rare	2	0,18
Chrysanthemum	Rare	2	0,18
Clinopodium vulgare	Rare	2	0,18
Doronicum-sp	Rare	2	0,18
Draba-sp	Rare	2	0,18
Gentiana-cruciata	Rare	2	0,18
Leucanthemum-vulgare	Rare	2	0,18
Orchis-sp	Rare	2	0,18
Pericaria maculosa	Rare	2	0,18
Pisum-sativum	Rare	2	0,18
Sanguisorba-officinalis	Rare	2	0,18
Saponaria-officinalis	Rare	2	0,18
Symphytum officinale	Rare	2	0,18
z-unknown-Asteraceae	Rare	2	0,18
Alchemilla sp	Rare	1	0,09
Anthriscus-sylvestris	Rare	1	0,09
Barbarea-spp	Rare	1	0,09
Caedamine hirsuta	Rare	1	0,09
Calamintha nepeta	Rare	1	0,09
Calendula-arvensis	Rare	1	0,09
Campanula-glomerata	Rare	1	0,09
Caryophyllaceae sp	Rare	1	0,09
Catapodium-rigidum	Rare	1	0,09
Chaenorhinum-minus	Rare	1	0,09
Cichorium intybus	Rare	1	0,09
Conium-maculatum	Rare	1	0,09
Conopodium-majus	Rare	1	0,09
Cornus sp	Rare	1	0,09
Coronopus-sp	Rare	1	0,09
Crataegus monogyna	Rare	1	0,09
Foeniculum-vulgare	Rare	1	0,09
Geum-urbanum	Rare	1	0,09
heracleum mantegazzanum	Rare	1	0,09

Hyacinthoides-Jacinthus-non-scripta	Rare	1	0,09
Hypochaeris-glabra	Rare	1	0,09
Iris sp	Rare	1	0,09
Juncus-bufonius	Rare	1	0,09
unknow	Rare	1	0,09
Bryophytes	Rare	1	0,09
Origanum vulgare	Rare	1	0,09
Phleum pratense	Rare	1	0,09
Repousse-Lupinus	Rare	1	0,09
Rheum-sp	Rare	1	0,09
Salvia-sp	Rare	1	0,09
Saxifraga-sp	Rare	1	0,09
Scilla-sp	Rare	1	0,09
Sedum-telephium	Rare	1	0,09
Sison-amomum	Rare	1	0,09
Solidago canadensis	Rare	1	0,09
Stellaria holosta	Rare	1	0,09
Tamus-communis	Rare	1	0,09
Triticum aestivum	Rare	1	0,09
Verbascum	Rare	1	0,09
Verbena-officinalis	Rare	1	0,09
z-unknow-brassicace	Rare	1	0,09
z-unknow-Certy	Rare	1	0,09
z-unknow-Cucurbitacee	Rare	1	0,09
z-unknow-Fabacee	Rare	1	0,09
z-unknow-plantain	Rare	1	0,09
z-unknow-torti	Rare	1	0,09

ESM12. Results of model selection (see Methods for details)

Models		Factor	AIC	AICw	R ² marginal (in%)	R ² conditional (in%)	Correlation fitted/observed (fixed+random effect)	Correlation fitted/observed (fixed effect)	% of variation explained by organic farming (at field scale)	% of variation explained by organic farming (at landscape scale)
M0. Baseline model	M0.a	Null model (field ID nested in Farmer ID)	6702.8	<0.001	0	32.96	62.40			
	M0.b	Soil and log(area)	6696.8		1.81	32.06	62.31	2.69		
	M0.c	Date+Date^2+Date:Position+Date^2:Position+factor(Annee)	6557.4		15.98	35.51	63.75	14.46		
M1. "Local Effect of organic farming and position in the field"	M1.a	Organic farming	6539.5	<0.001	21.17	36.41	63.79	18.50	4.04	
	M1.b	Organic farming+Position	6209.3		30.45	54.17	73.35	27.81	3.71	
	M1.c	Interaction Position x Organic Farming	6197.2		31.04	55.14	73.88	28.38	4.28	
M2. "Crop Successions" model	M2	% of grassland and maize in 10 year sequence+previous crop	6155.9	0.0047	35.29	54.82	73.36	33.58	4.09	
M3. "Landscape model"	M3	% of alfalfa length of road/paths in 1 km buffer	6152.6	0.0247	35.85	54.44	73.25	34.52	4.51	
M4. "Organic farming in the landscape"	M4.a	% of Organic farming in a 1 km buffer (Annual crop+grassland)	6148.8	0.1661	36.44	54.30	73.14	35.38	2.16	0.86
	M4.b	Interaction % of Organic farming (Annual crop+grassland) in 1 km buffer x Position	6147.6	0.3010	36.48	54.38	73.25	35.49	2.28	0.97
	M4.c	% of Organic farming in a 1 km buffer (Annual crop)	6148.0	0.2441	36.52	54.44	73.16	35.35	2.18	0.83
	M4.d	Interaction % of Organic farming (Annual crop) in 1 km buffer x Position	6147.9	0.2593	36.55	54.49	73.25	35.42	2.24	0.90

DISCUSSION

DISCUSSION

I. Synthèse des principaux résultats

Tout au long de cette thèse, organisée autour de 4 chapitres, j'ai tenté de répondre à diverses questions portant sur l'assemblage des communautés en milieu agricole intensif. Parmi les principaux résultats nous montrons que les milieux agricoles ne peuvent pas être considérés comme un tout homogène mais qu'il existe de fortes disparités entre les paysages, conditionnant les processus d'assemblage des communautés (Chapitre 1). Des études à plus fine échelle par type de paysage sont donc nécessaires pour révéler la nature de ces processus. De la même manière, les études à l'échelle de la communauté dans son ensemble ne donnent qu'un aperçu de la réponse globale (moyenne) des communautés, mais des analyses à plus fines échelles sont nécessaires pour affiner les prédictions, considérant des groupes d'espèces plus homogènes. Ainsi nous avons montré que les espèces de milieux ouverts étaient davantage sensibles à la composition en culture que les espèces nichant dans les haies. De même il apparaît que dans les milieux ouverts, constitués essentiellement de cultures annuelles (et donc plus changeants), la dispersion joue un rôle important dans l'assemblage des communautés, permettant sans doute aux espèces de se maintenir en dépit des perturbations fréquentes du milieu, par opposition aux milieux plus bocagers dont les espèces semblent essentiellement influencées par l'environnement (répondant essentiellement à la présence de haies).

Dans ces milieux fortement anthropisés et subissant des pressions croissantes du fait de l'intensification agricole, un fort déclin de la biodiversité a été observé au cours des dernières décennies (Tscharntke *et al.*, 2005, Benton *et al.*, 2003). Ces milieux étant essentiels pour de nombreuses espèces, nous avons donc tenté d'explorer des pistes de réflexion visant à mieux concilier biodiversité et production agricole dans un même espace. Il ressort de notre étude que l'hétérogénéité du paysage (et en particulier l'hétérogénéité des cultures qui a été explorée ici), serait globalement bénéfique à la biodiversité et agirait de deux manières :

- Premièrement une forte diversité de composition augmenterait la richesse spécifique locale (à l'échelle du territoire) et la richesse à moyenne échelle (paysage) des communautés (Chapitre 2). Ce résultat va donc dans le sens de l'hypothèse de « landscape complementation » qui suppose un effet bénéfique de l'hétérogénéité d'une part en augmentant le nombre d'espèces spécialistes de chacun des milieux, d'autre part en permettant aux espèces généralistes utilisant simultanément ou successivement différents types d'habitats pour répondre à l'ensemble de leurs besoins de se maintenir (Fahrig *et al.*, 2011). Les éléments semi-naturels comme les haies seraient également favorables à la diversité (mais avec un effet variable selon les espèces, les haies pouvant par exemple être évitées par les espèces de milieux ouverts) (Chapitre 1) et augmenteraient également la stabilité des communautés (Chapitre 3). La simplification des paysages (et la perte des éléments semi-naturels souvent associée) n'occasionnerait donc pas qu'une perte d'espèces (et donc de diversité) dans le paysage (Chapitre 2) mais augmenterait également l'instabilité de ces communautés (Chapitre 3). Cet effet des éléments semi-naturels agit d'autre part en interaction avec l'effet de la composition. Il apparaît ainsi que diversifier les cultures serait insuffisant en soi sans le maintien d'éléments semi-naturels dans le paysage (Chapitre 2). De même ce maintien de

l'hétérogénéité devrait être associée à une mise en place de pratiques agricoles plus extensives pour maximiser son efficacité (Chapitre 2, Chapitre 4).

-Deuxièmement une configuration complexe des paysages, caractérisée par des parcelles de petites tailles et un important linéaire de bordure, permettrait de stabiliser les communautés dans le temps (Chapitre 3). Nous supposons donc que ces paysages plus complexes seraient ainsi plus prédictibles dans le sens où la probabilité d'avoir un environnement favorable d'une année sur l'autre serait plus importante malgré le phénomène de rotation des cultures. Nos résultats montrent de plus qu'une configuration complexe diminuerait également la bêta-diversité spatiale intra-paysage (homogénéisation spatiale) mais aurait peu d'effet sur la richesse spécifique locale ou paysagère (chapitre 2). Cet effet de la configuration serait lui aussi dépendant de la présence d'éléments semi-naturels (beta-diversité maximale dans les paysages simples et boisés et minimal dans les paysages complexes et boisés) ainsi que du niveau d'intensification de la région (gamma diversité maximale dans les paysages simples et peu intensif et dans les paysages complexes plus intensifs).

Enfin nous montrons que l'utilisation accrue de produits phytosanitaires (herbicides, pesticides, fongicides) aurait pour effet de diminuer la qualité des patches d'habitats, en occasionnant par exemple une diminution de l'abondance des ressources nutritives, de leur qualité ou de leur diversité (Chapitre 4). Ces résultats vont dans le sens d'Hart *et al.*, 2006, qui ont par exemple mis en évidence un effet négatif des pesticides dans le succès reproducteur du Bruant jaune du fait de la diminution de la quantité d'arthropodes en période de reproduction. Cependant la présence dans le paysage de zones agricoles moins intensives, peut permettre de maintenir la diversité des communautés. Ainsi nous avons montré (Chapitre 4) que les parcelles gérées en agriculture biologique ainsi que les bordures de champs pouvaient constituer des zones refuges pour la biodiversité permettant de maintenir une diversité d'espèces dans le paysage, en particulier pour les espèces rares ou plus sensibles à l'intensification agricole. Ces zones refuges seraient également des zones sources augmentant globalement la diversité même dans les espaces intensifs via des phénomènes de dispersion à l'échelle de la méta-communauté (Chapitre 4). Ces zones en agriculture biologique bénéficieraient également de manière indirecte à la biodiversité en recréant de l'hétérogénéité dans les milieux agricoles, notamment par effet de contraste avec les exploitations conventionnelles du fait de la nature différente des espèces cultivées (la proportion relative des différentes cultures varie significativement entre les exploitations AB et conventionnelles sur notre zone d'étude) et de la nature différente de rotations culturales (en moyenne plus longues et diversifiées en AB) (Chapitre 4).

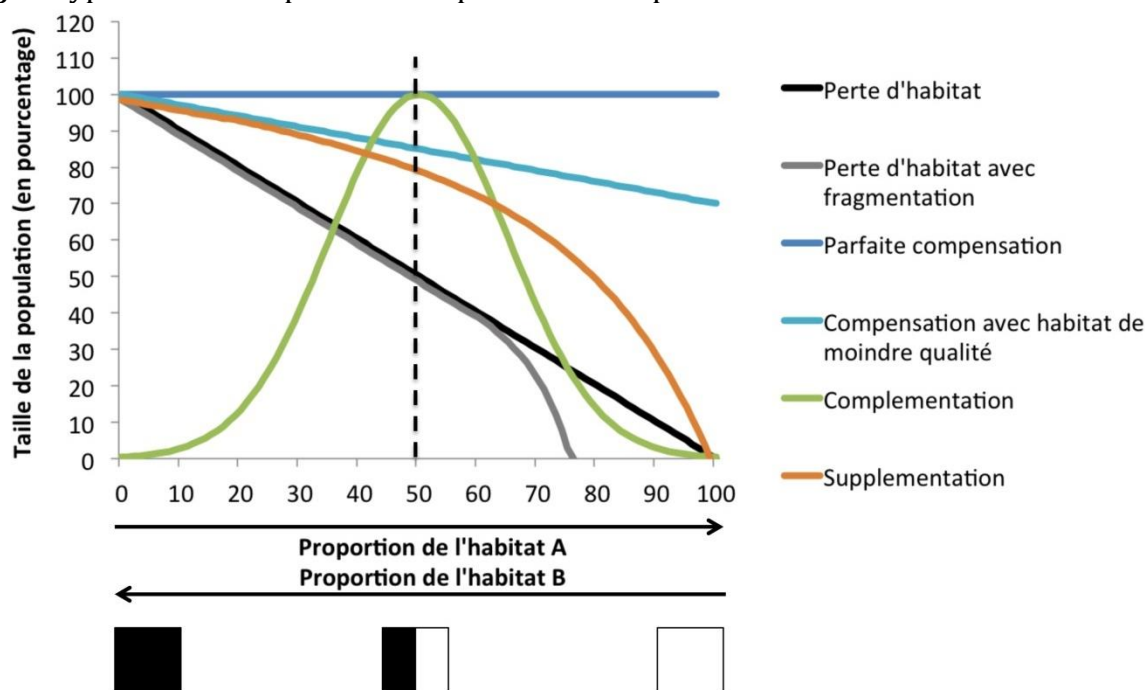
II. Les processus écologiques impliqués à l'échelle du paysage, hypothèses théoriques

Différentes hypothèses théoriques concernant les processus sous-jacents aux relations hétérogénéité-biodiversité ont été proposées dans la littérature. Certains modèles considèrent ainsi l'environnement en deux sous-ensembles comprenant des patches d'habitats favorables inclus dans une matrice hostile de non-habitat (Andren *et al.*, 1997). Dans ces modèles, la taille de la population déclinera linéairement et proportionnellement à la surface d'habitat favorable dans le paysage. Si on ajoute à cela

l'hypothèse de fragmentation (Andren *et al.*, 1997), cette diminution s'accroîtra au de-là d'un certain seuil du fait de la taille trop restreinte des patchs, de leur isolation (moins de connectivité entre les patchs) et des potentiels effets de bords (Brotons *et al.*, 2005). Ce seuil dépendra de la quantité d'habitat nécessaire à la survie de la population et de la capacité de dispersion des individus (Andren *et al.*, 1997). De plus l'ampleur de la diminution dépendra du temps passé depuis l'isolement, de la distance entre les patchs restant, ainsi que du degré de connectivité entre ces patchs (Saunders, Hobbs & Margules, 1991).

Le modèle se complique cependant quelque peu quand on considère différents types d'habitats et différents degrés de spécialisation des espèces pour chaque type d'habitat. Dans ce cas, notre définition de l'hétérogénéité n'oppose plus une matrice hostile de non-habitat à des patchs d'habitats mais considère une mosaïque d'habitats de qualité différente. Andren *et al.*, 1997 propose ainsi une modélisation de la taille de la population d'une espèce en fonction de la proportion relative de deux types d'habitats dans le paysage. Il émet ainsi différentes hypothèses, qui seront reprises et complétées par Brotons *et al.*, 2005. La Fig. 1 présente une synthèse de ces hypothèses.

Fig. 1 Hypothèses de réponse des espèces selon le processus considéré



- Hypothèse de la perte d'habitat et effet de fragmentation

Une espèce spécialiste d'un habitat et insensible à la fragmentation diminuera ainsi linéairement et proportionnellement à la perte de son habitat (ligne noire). En revanche une espèce spécialiste mais sensible à la fragmentation diminuera linéairement avec la perte de son habitat jusqu'à un certain seuil à partir duquel les effets de la fragmentation se feront sentir ce qui accélérera son déclin (courbe grise).

- L'hypothèse de compensation

Certaines espèces pourront ne pas montrer de préférences pour un type d'habitat et utiliser indépendamment l'habitat A ou l'habitat B (courbe bleu foncé). C'est le cas des espèces dites généralistes. Dans ce cas ces espèces ne seront donc pas affectées ni par la perte d'habitat ni par la fragmentation. Au-delà de ce cas extrême, d'autres espèces pourront avoir une préférence pour le type d'habitat A, mais utiliser également l'habitat B en remplacement, même si celui-ci est perçu comme étant de moins bonne qualité (courbe bleu claire). Un phénomène de compensation de l'habitat A par l'habitat B pourra ainsi s'observer mais engendrera tout de même une diminution des effectifs de la population du fait de cette qualité moindre (ex : habitat présentant moins de ressources nutritives). Cette diminution sera cependant de moindre importance que celle d'une espèce spécialiste du fait de l'utilisation possible de cet habitat de substitution.

- L'hypothèse de supplémentation

L'hypothèse de supplémentation diffère quelque peu de celle de compensation dans le sens où cette fois l'espèce aura la capacité de substituer l'habitat A par l'habitat B seulement pour une partie de ses ressources vitales. Dans ce cas l'habitat de substitution ne suffit pas à lui seul à couvrir tous les besoins de l'espèce et certaines des ressources essentielles à sa survie ne se trouvant que dans l'habitat A, cette espèce diminuera à un rythme accéléré au fur et à mesure de la perte de cet habitat jusqu'à s'éteindre complètement si celui-ci disparaît (courbe orange).

- L'hypothèse de complémentation

L'hypothèse de complémentation (courbe verte) suppose que l'espèce a besoin simultanément de l'habitat A et de l'habitat B pour subvenir à ses besoins. Son abondance sera donc maximale pour une proportion équivalente de ces deux habitats (dans le cas où les 2 habitats sont d'égales importances pour l'espèce). La disparition de l'un ou l'autre des habitats entraînera la disparition de l'espèce.

- L'effet de bordure

Cette hypothèse sous-entend que l'abondance d'une espèce dans un patch sera affectée par les patchs voisins (selon leur nature et leurs caractéristiques), (Dunning, Danielson & Pulliam, 1992). Par exemple l'émigration depuis le patch d'origine pourra être affectée par la nature de la bordure autour de ce patch, qui pourra favoriser la dispersion ou au contraire la freiner ou la rendre impossible (effet barrière). Cette hypothèse se rapporte à un effet de configuration car dépendant uniquement de l'agencement des patchs dans l'espace et de leur forme.

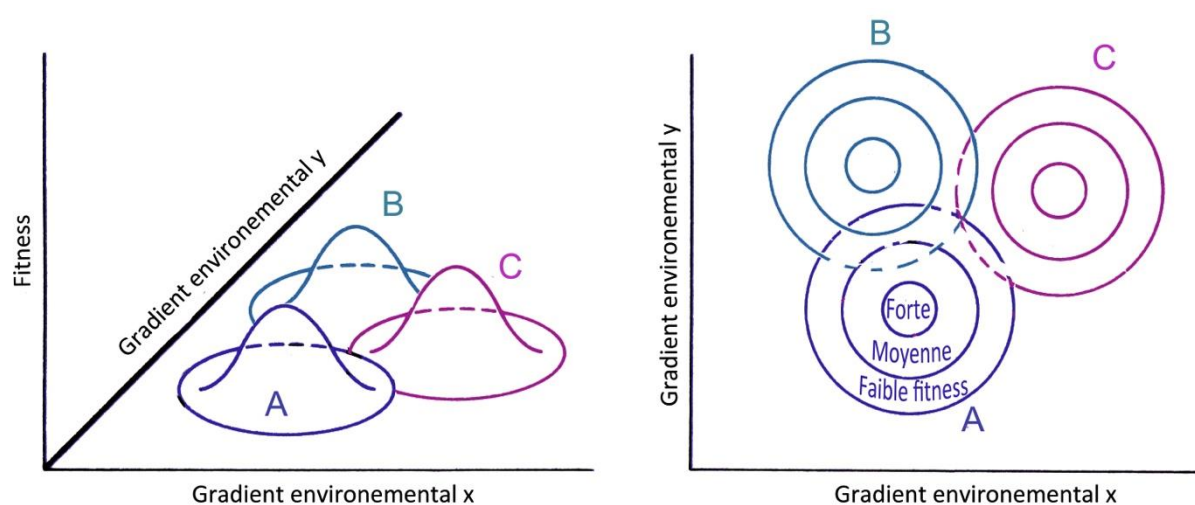
Si ces modèles théoriques ne parviennent bien entendu pas à rendre compte de la complexité des systèmes réels, ils soulignent néanmoins la nécessité de prendre en compte différents paramètres dans les études portant sur l'effet de l'hétérogénéité. Ainsi on soulignera l'importance de conserver une taille de patch suffisamment importante pour répondre aux besoins des espèces ciblées et de maintenir une connectivité forte entre les habitats pour permettre la dispersion et le maintien des échanges entre populations au sein de la méta-communauté. De même la notion de qualité de patch sera également importante. Conformément à nos résultats ces modèles soulignent à la fois l'importance de la composition, de la configuration ainsi que de la qualité de l'habitat et proposent des mécanismes permettant d'interpréter les processus sous-jacents à ces effets de l'hétérogénéité sur la biodiversité. Dans la pratique, l'importance relative de

ces différents mécanismes pourra varier de manière importante selon le système étudié, les espèces qui le composent et l'échelle d'analyse.

Si on applique ces modèles de dynamique des populations aux méta-communautés, on pourra ainsi supposer qu'un habitat de composition hétérogène sera susceptible d'abriter une plus grande diversité d'espèces du fait du chevauchement partiel des niches écologiques entre espèces (Fig. 2).

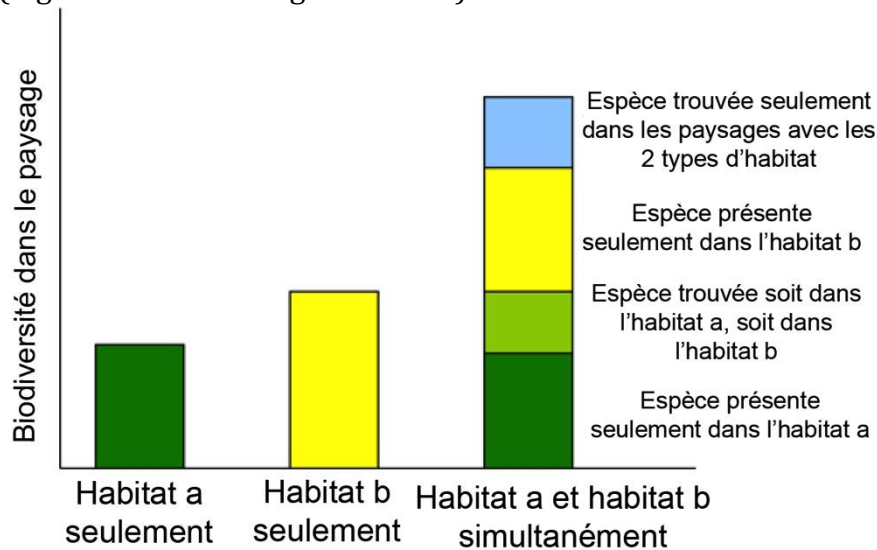
Reprenant la définition de la niche écologique de Hutchinson, 1957 caractérisée comme un espace à n dimension, l'habitat est ici perçu de manière plus continue (gradient).

Fig. 2 Représentation simplifiée en deux dimensions de niches écologiques théoriques de différentes espèces (A, B, C) le long de deux gradients environnementaux (Adaptée de Pianka, 1999)



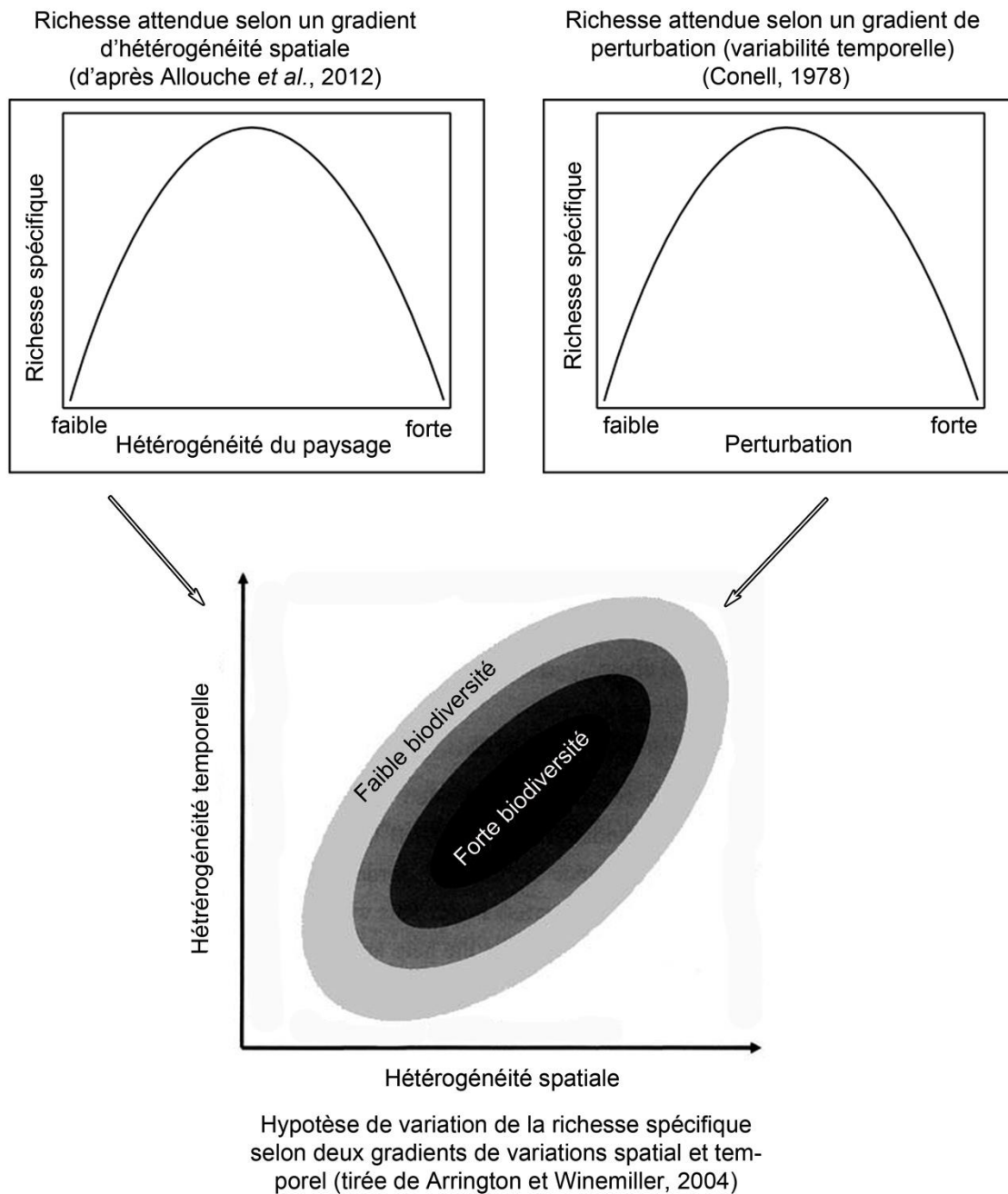
Cependant les hypothèses décrites précédemment à l'échelle des populations (perte d'habitat, fragmentation, compensation, supplémentation, complémentation) restent applicables à une vision communauté. Fahrig *et al.*, 2011 donne ainsi un exemple théorique d'application de l'hypothèse de complémentation appliquée aux communautés (Fig. 3). Selon cette hypothèse, on s'attend ainsi à observer une diversité maximale en paysage hétérogène du fait de la présence des espèces spécialistes de chaque habitat mais également de la présence d'espèces généralistes ayant besoin de plusieurs types d'habitats simultanément pour survivre ou se reproduire.

Fig. 3 Biodiversité attendue sous l'hypothèse de « Landscape complementation »
(Figure tirée de Fahrig *et al.* 2011)



Mais conformément aux hypothèses précédentes, l'effet bénéfique de l'hétérogénéité sur la diversité peut avoir certaines limites du fait de la perte d'habitats pour chacune des espèces, de l'effet négatif de la fragmentation ou du fait d'un potentiel effet bordure négatif. Allouche *et al.*, 2012 propose ainsi une variation quadratique de la diversité en fonction de l'hétérogénéité, du fait d'un taux d'extinction important des espèces en milieu hétérogène dû à la taille réduite des patches (et donc des populations au sein de ces patches). De la même manière une théorie similaire a été émise concernant l'hétérogénéité temporelle. Connell, 1978 émet ainsi l'hypothèse d'une richesse spécifique maximale pour un niveau perturbation intermédiaire du milieu. Ainsi une faible variabilité temporelle favoriserait la diversité jusqu'à un certain seuil mais une perturbation trop importante du milieu aurait un effet négatif. En combinant ces deux théories on peut ainsi supposer que la diversité serait maximale pour un niveau d'hétérogénéité spatio-temporelle intermédiaire (fig.4), comme proposé par Arrington et Winemiller, 2004.

Fig. 4 Hypothèse théorique de variation de la biodiversité en fonction de l'hétérogénéité spatiale et temporelle du paysage



On constate donc qu'un éventail important d'hypothèses théoriques peut être formulé pour expliquer l'effet potentiel de l'hétérogénéité du paysage sur la biodiversité. Ces hypothèses doivent cependant être validées par des expérimentations et des suivis en conditions réelles. En se basant sur les résultats de cette thèse et au regard de la bibliographie existante nous allons donc passer en revue les hypothèses les mieux supportées et tenter d'en tirer des perspectives en termes de recherche et de gestion.

III. Effet de l'hétérogénéité sur la biodiversité, vérification de ces hypothèses en système réel

Comme le montre les méta-analyses de Benton *et al.*, 2003 et de Stein *et al.*, 2014, de nombreuses études ont montré un effet bénéfique de l'hétérogénéité sur la biodiversité, pour divers taxons (plantes, arthropodes, oiseaux) et à différentes échelles spatiales. Certaines études réalisées à large échelle (Field *et al.*, 2009) ou à petite échelle (Gazol *et al.*, 2013) montrent cependant peu d'effets ou un effet négatif de l'hétérogénéité. Dans la plupart des études, l'importance des habitats semi-naturels (bordure de champs, haies, bois, jachère, mares, etc.) pour la biodiversité est également soulignée (Benton *et al.*, 2003). Cette complexité du paysage peut également impacter certains services écosystémiques. Ainsi Rush *et al.*, 2013 démontrent que le niveau de contrôle biologique augmente avec la complexité du paysage. L'effet de l'hétérogénéité des cultures reste cependant moins exploré et les résultats diffèrent entre études. Ainsi Miguet *et al.*, 2013 montrent un effet positif de la diversité des cultures pour l'Alouette des champs, Fahrig *et al.* 2015 montrent un effet dominant de la configuration par rapport à la composition pour les différents taxons étudiés, tandis qu' Hiron *et al.*, 2015 ne montrent pas d'effets de la diversité des cultures sur la richesse des communautés d'oiseaux. Nos résultats, en accord avec la majorité de ces études nous permettent de confirmer un effet positif de l'hétérogénéité sur la biodiversité (Chapitre 2). Du fait de notre design d'étude spécifiquement adapté, nous pouvons affirmer que cet effet provient bien de la diversité des cultures et non d'une part plus importante d'éléments semi-naturels (ayant par ailleurs également un effet positif fort sur la diversité). Cependant ces facteurs semblent agir en interaction, et nos modèles prédisent qu'une diversification des cultures seule n'aura que peu d'effet si elle n'est pas accompagnée d'un maintien des éléments semi-naturels du paysage ainsi que d'une diminution globale du niveau d'intensification (Chapitre 2).

Cet effet positif de l'hétérogénéité pourrait être en partie expliqué par l'hypothèse de complémentation. En isolant des sous-groupes d'espèces aux préférences d'habitats proches, nous avons montré dans le chapitre 1 que plusieurs cultures semblaient influentes pour expliquer la structuration des espèces de milieux ouverts. Il serait ainsi intéressant de tester l'effet combiné de ces différentes cultures par espèce pour vérifier l'hypothèse de complémentation. D'autres études semblent en effet valider cette hypothèse : Miguet *et al.*, 2013 pour l'alouette des champs ou Kragten, 2011 sur la bergeronnette printanière. Cet effet de complémentation a par ailleurs été mis en évidence par d'autres études sur divers taxons: Miyashita *et al.*, 2012 sur les araignées, Dulaurent *et al.*, 2011 sur la processionnaire du pin, Haynes, Diekötter and Crist, 2007 sur une espèce de criquet (*Melanoplus femurrubrum*), ou encore Ouin *et al.*, 2004 sur les papillons. Diverses autres études mettent également en avant des processus de compensation. Norton, Hannon & Schmiegelow, 2000, sur les oiseaux forestiers montrent un probable transfert d'individus de leur habitat d'origine (les forêts de feuillus) vers un habitat de substitution (les forêts de conifères) en réponse à la perte de leur habitat d'origine. Brotons *et al.*, 2005 ont également mis en évidence cet effet sur différentes espèces d'oiseaux des steppes utilisant les prairies comme habitats de substitution.

Les résultats diffèrent également entre les études selon l'importance relative de la composition vs de la configuration. Ainsi certaines études mettent en avant un effet dominant de la composition (Cerezo *et al.*, 2011 ; Knick *et al.*, 2008 ; Lindsay *et al.*, 2013)

tandis que d'autres observent un effet majeur de la configuration (Fahrig *et al.*, 2015). Ces variations entre études peuvent dépendre des métriques utilisées, de l'échelle d'analyse, de la région et des espèces étudiées. Une autre limite à souligner est que la distinction entre les effets de la configuration et de la composition n'est pas toujours évidente du fait la non-indépendance de ces composantes (Fahrig *et al.*, 2011). Ces métriques peuvent par ailleurs dissimuler d'autres effets, comme celui des éléments semi-naturels (des corrélations fortes entre le pourcentage d'éléments semi-naturels et la configuration sont ainsi souvent montrées, voir par exemple Fahrig *et al.* 2015). De même nous avons par exemple montré dans le chapitre 2 que des interactions fortes pouvaient exister entre ces différentes variables (comme entre la composition et la proportion d'éléments boisés). En tentant de décorréler au mieux l'effet de la composition et de la configuration par un design d'échantillonnage spécifique et en contrôlant dans nos modèles l'effet des éléments semi-naturels, nous concluons à un effet plus fort de la composition que de la configuration sur la diversité locale et paysagère des communautés d'oiseaux. Un faible effet de la configuration n'est observé dans nos modèles qu'en interaction avec l'effet des haies et de l'intensification. Nous ne mettons donc pas en avant d'effet négatif de la fragmentation ni d'effets positifs particulier (effet bordure par exemple). Une faible taille des parcelles n'apparaît donc pas à cette échelle comme un élément limitant. Cependant la configuration a un effet positif indirect sur la biodiversité dû à l'augmentation du linéaire de bordures semi-naturelles (haies ou bandes enherbées). Ces éléments semi-naturels fournissent des habitats et des ressources nutritives potentielles (voir Hinsley & Bellami, 2000 pour l'effet des haies sur les oiseaux ou Holland & Farhig, 2000 sur les arthropodes et Meek *et al.*, 2002 pour l'effet du type de bordure sur les carabes, araignées et papillons). Nous montrons également un effet positif des bordures sur la diversité des adventices (Chapitre 4).

Des différences de réponses peuvent de plus être observées entre les espèces. L'étude de Teillard *et al.*, 2014 sur les oiseaux en milieu agricole montre par exemple que l'effet de la configuration peut dépendre du degré de spécialisation des espèces, avec par exemple un effet négatif sur les espèces spécialistes et positif sur les espèces généralistes. Pour ces espèces spécialistes la perte d'habitat serait ainsi le principal facteur influant sur leur abondance et l'hétérogénéité pourrait avoir un impact négatif du fait de la fragmentation de l'habitat (Teillard *et al.*, 2014, Bennett *et al.*, 2006). Par opposition les espèces généralistes répondant positivement à l'hétérogénéité et la quantité d'habitat, pouvant confirmer l'hypothèse de supplémentation (Teillard *et al.*, 2014). Ces résultats vont également dans le sens de Devictor *et al.*, 2008 et Filippi-Codaccioni *et al.*, 2010 qui montrent également un effet négatif de l'hétérogénéité et de la fragmentation pour les espèces spécialistes. Nos résultats semblent également confirmer que l'effet bénéfique de la diversité des cultures sera plus ou moins fort selon les espèces. Nous avons en effet montré (Chapitre 1) que les espèces de milieux ouverts étaient plus sensibles à la composition en culture que les espèces nichant dans les haies (sensibles aux éléments semi-naturels). On s'attend donc à ce que l'effet positif observé de la diversité des cultures (Chapitre 2) soit davantage expliqué par un effet positif sur ces espèces de milieux ouverts (mais non testé directement).

Globalement ces nombreuses études soulignent l'importance de considérer à la fois les effets de la composition, de la configuration et des éléments semi-naturels, dans un design d'échantillonnage et d'analyse adapté permettant de distinguer au mieux l'effet

relatif de chacun des facteurs à l'échelle considérée. Ainsi si des résultats forts semblent globalement se dégager de ces différentes études (effet globalement positif de l'hétérogénéité et des éléments semi-naturels sur la diversité), d'autres points font encore débat (importance relative de la composition vs de la configuration, effet d'interaction potentiel entre les variables, effet de seuil potentiel).

IV. Importance de l'échelle

Ces notions d'hétérogénéité et de spécialisation sont cependant à considérer par rapport à l'échelle d'analyse. Ainsi les études évoquées précédemment (Teillard *et al.*, 2014, Devictor *et al.*, 2008 et Filippi-Codaccioni *et al.*, 2010) montrant un effet négatif de l'hétérogénéité sur les espèces spécialistes d'oiseaux ont été menées à l'échelle nationale et considèrent ainsi l'hétérogénéité avec un grain d'analyse relativement important, distinguant par exemple les forêts des terres arables. À plus fine échelle des espèces considérées alors comme spécialistes (des milieux agricoles) comme l'alouette des champs (*Alauda arvensis*) pourront être considérées comme généralistes (se retrouvant dans tous les types de culture). Dans notre cas cette espèce est présente sur la grande majorité des points d'écoute, quel que soit le type de culture. Or nos résultats (confirmés par l'étude de Miguet *et al.*, 2013) tendent à montrer que cette espèce serait positivement affectée par l'hétérogénéité des cultures (mais négativement affectée par la présence de haies). Dans ce cas on s'attend à observer un effet positif de la composition sur cette espèce avec potentiellement un effet négatif de la configuration si celui-ci s'accompagne d'une proportion plus élevée de haies dans le paysage.

De la même manière, si nous avons par exemple montré dans le chapitre 2 un effet de la composition en culture sur les oiseaux, d'autres facteurs d'hétérogénéité non pris en compte dans notre analyse peuvent également avoir une influence. Ainsi par exemple Powolny *et al.* 2015, montrent un effet significatif de la hauteur de végétation dans le comportement d'alimentation de l'Alouette des champs, avec un effet négatif d'une hauteur de végétation trop haute, du fait de l'augmentation du risque de prédation et donc du temps accru passé au comportement de vigilance. La phénologie des cultures serait donc à prendre en compte pour certaines espèces dans notre définition de l'hétérogénéité. De même les différences de pratiques agricoles entre exploitations (Vasseur *et al.*, 2013) ou l'historique du paysage (Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2015) peuvent également avoir une influence. De la même manière, si nous montrons globalement un effet positif des haies pour certaines espèces, cette composante n'est en réalité pas homogène, la structure, la hauteur ou encore la nature de ces haies (espèces qui la constituent) jouent également un rôle important comme montré par Hinsley & Bellamy, 2000. Ainsi l'homogénéisation des paysages agricoles est à considérer de manière multi-échelles. Même à l'échelle de la parcelle, la modernisation des pratiques (outillage), la sélection de variétés homogènes et l'utilisation d'engrais chimiques ont pour conséquence une homogénéisation locale (levée des semis synchronisée, homogénéisation des sols en termes de texture et de fertilité). Cette homogénéisation se traduit également à l'échelle inter-parcelles du fait de l'homogénéisation globale des variétés cultivées (voir Bonnin *et al.*, 2014 pour l'exemple de la chute de la diversité génétique du blé en France au cours du XX^e siècle). Cette « hétérogénéité cachée », non perceptible visuellement et difficilement accessible peut ainsi expliquer en partie la part de variance non expliquée, souvent importante de nos modèles. Ainsi Vasseur *et al.*

2013, souligne l'intérêt de tenter de modéliser cette hétérogénéité cachée afin d'améliorer la qualité des modèles. Ceci peut par exemple être obtenu en utilisant d'autres variables comme proxy (ex : la densité de population ou le taux de reproduction comme proxy de la qualité de l'habitat, Gaillard *et al.*, 2010), ou en tentant de modéliser spatialement ces variables en extrapolant les données via des modèles de krigage par exemple (ex : Qu, Li and Zhang 2013 qui ont modélisé la variabilité spatiale de la quantité d'azote présente dans le sol). Enfin une classification plus fine des pratiques agricoles basée par exemple sur les Indices de Fréquence de Traitement (IFT) sera plus précise qu'une simple dichotomie agriculture conventionnelle/biologique, quand cette information est disponible.

On peut cependant supposer que ces différents degrés d'hétérogénéité n'auront pas tous la même influence selon le taxon étudié. Ainsi on supposera par exemple qu'une espèce aux capacités de dispersion importante (comme un oiseau) ne sera pas ou peu sensible à la micro-hétérogénéité, comme par exemple l'hétérogénéité intra-parcelle, mais davantage à l'hétérogénéité à l'échelle du paysage. Par opposition la faune du sol sera plus sensible à l'hétérogénéité locale que paysagère. Fahrig *et al.* 2011, propose ainsi de caractériser l'hétérogénéité d'un point de vue fonctionnel. En effet notre définition de l'hétérogénéité, fondée sur des a priori ne sera pas toujours pertinente au regard de la perception qu'en a l'espèce étudiée. Par exemple deux cultures différentes pourront être équivalentes pour l'espèce étudiée. De la même manière deux parcelles de la même culture pourront être perçues comme fonctionnellement différentes pour des raisons de hauteur de végétation, de densité de semis, ou d'abondance de proies par exemple (Fahrig *et al.*, 2011).

Cet effet de l'hétérogénéité pourra cependant être en partie masqué ou difficilement décelable pour les espèces à forte capacité de dispersion. La dispersion pourra ainsi homogénéiser les communautés dans l'espace (en dépit de l'hétérogénéité) (Mouquet et Loreau, 2003) et permettre le maintien d'espèces faiblement compétitives (cf. hypothèse de compromis compétition-colonisation dans le paradigme « patch dynamic », Leibold *et al.*, 2004). Nos résultats (Chapitre 1) mettent ainsi en avant un fort effet structurant de la dispersion dans les milieux ouverts.

III. Effet des pratiques agricoles moins intensives

V. Les processus sous-jacents pouvant influencer sur l'effet des zones agricoles moins intensives

-Dynamique source-puits

Comme énoncé dans le chapitre 4, il est possible de faire l'hypothèse que ces zones d'agriculture plus extensives (ainsi que les habitats semi-naturels) constituent des zones refuges (ou zones sources) qui permettent de maintenir la diversité à l'échelle du paysage. On a ainsi vu que la quantité de parcelles en agriculture biologique dans le paysage augmentait la richesse spécifique en adventices y compris dans les exploitations conventionnelles (zones puits). Dunning, Danielson & Pulliam, 1992 montrent que ces dynamiques source-puits peuvent être affectées par la composition du milieu et notamment par le rapport entre le nombre de zones sources et celui des zones puits (la population diminuant quand le nombre de zones puits augmente pour un nombre de zones sources fixe). De plus, la taille de la population dans la zone puits peut dépendre

de la distance à la zone source (selon un effet de configuration), (Dunning, Danielson & Pulliam, 1992).

- « Spillover effect »

Le « spillover effect » que l'on pourrait qualifier en français par effet de débordement, est un concept généralement appliqué aux aires protégées. Il désigne le fait qu'une aire protégée puisse avoir des retombées positives au-delà des limites physiques de cette aire et bénéficier aux habitats environnants (Brudvig *et al.*, 2009). L'étude de Brudvig *et al.*, 2009 montre ainsi que cet effet de débordement sera potentiellement d'autant plus important que la densité d'organismes dans la réserve sera grande. De plus, la forme de la réserve pourra avoir une influence, de même que la présence de corridors qui augmentent cet effet. Cette hypothèse rejoint quelque peu la précédente dans le sens où l'on observe des retombées positives d'un habitat source vers les habitats environnants.

Ces hypothèses rejoignent également quelque peu l'effet bordure évoqué précédemment. En effet, la présence d'un patch favorable à proximité pourra être bénéfique pour un organisme qui pourra utiliser ce patch pour subvenir à une partie de ces besoins. Comme montré dans l'étude de Brotons *et al.*, 2005, sur les prairies, la qualité d'un patch pourra donc être dépendante de la nature de l'habitat adjacent.

VI. Synthèse sur l'effet de l'agriculture biologique et des MAE (Mesures Agro-Environnementales) dans la bibliographie

Les méta-analyses de Rahmann 2011, Hole 2005 et Tuck *et al.*, 2014 montrent que la plupart des études portant sur l'effet de l'agriculture biologique mettent en avant un effet positif sur la biodiversité (abondance et richesse spécifique) de nombreux taxons. Tuck *et al.*, 2014 estiment une diversité supérieure de 30 % en moyenne en agriculture biologique. Dans la méta-analyse de Rahmann, seules 14% des études ne montrent ainsi pas d'effet et seulement 3% montrent un effet négatif (dont plus de la moitié porte sur les invertébrés du sol). Parmi les pratiques bénéfiques utilisées en agriculture biologique, Hole souligne les effets positifs de l'absence de pesticides chimiques et de fertilisants inorganiques, de la gestion des habitats non cultivés et de la préservation de systèmes agricoles mixtes (polyculture). De la même manière la méta-analyse de Hole montre des effets variables selon les taxons avec plus d'effets négatifs observés (ou d'absences d'effets) pour la faune du sol (vers de terre, carabes, autres arthropodes et micro-organismes). Pour ces espèces on suppose ainsi que d'autres pratiques comme le labour pourraient avoir davantage d'influence.

Nos résultats (Chapitre 4) confirment cet effet bénéfique de l'agriculture biologique (AB) sur la diversité des plantes adventices, mais montrent un effet plus important sur la diversité au sein des bordures (+ 49%) que sur la diversité en plein champ (+ 30%). Nos résultats mettent également en avant que l'effet bénéfique de l'agriculture biologique est plus important sur les espèces rares (plus sensibles à l'intensification) que sur les espèces abondantes. Enfin nous montrons que la différence de diversité entre la bordure et le centre de la parcelle est plus élevée en conventionnel qu'en biologique (en accord avec Gabriel *et al.*, 2010), laissant sous-entendre que le centre des parcelles AB, moins intensif aurait un effet similaire ou proche de celui des bordures, constituant ainsi des

zones réserves de biodiversité, particulièrement bénéfiques aux espèces les plus sensibles à l'intensification.

Nos modèles montrent également des différences significatives de nature et de fréquence des cultures entre exploitations AB et conventionnelles ainsi que des différences en termes de rotations culturales (plus de prairies, de céréales de printemps et de maïs dans les rotations en AB, et moyenne plus de cultures différentes dans les rotations). Ces différences de rotations observées localement confirment les tendances observées à l'échelle nationale, l'Agreste ayant mis en avant que les parcelles AB intégraient plus souvent des prairies dans leur rotation (Agreste, 2014). Mais si nos modèles soulignent l'effet positif des prairies dans la rotation sur la diversité, ceci ne semble expliquer qu'une faible partie de l'effet positif de l'AB, suggérant que l'effet principal résulterait du bannissement des herbicides et pesticides (conformément à Hole, 2005).

D'autres mesures comme les MAE semblent également avoir globalement un effet positif sur la diversité, comme montré dans la méta-analyse de Batary *et al.*, 2011. De plus cette méta-analyse met en avant des effets d'interactions potentiels entre l'effet des MAE et la complexité du paysage. La richesse spécifique (mais non l'abondance) pourrait ainsi être globalement plus impactée dans les paysages simples, mais aucun effet d'interaction n'est montré pour les prairies. Cet effet d'interaction pourrait de plus dépendre du taxon considéré. Dans notre cas, nos résultats ne font ressortir aucun effet d'interaction entre l'effet de l'AB et la complexité du paysage (Chapitre 4). L'effet bénéfique de l'AB serait donc le même quel que soit le type de paysage. Néanmoins cette hypothèse n'ayant été testée que sur un seul site, il serait nécessaire de vérifier la fiabilité de cette conclusion sur un gradient d'hétérogénéité plus marqué (comparaison de différents sites). En effet nous montrons par ailleurs (Chapitre 2) que l'effet bénéfique de la composition du paysage semble dépendant du niveau d'intensification globale de la région (gradient de 8 sites en Europe et Canada). Des effets potentiels d'interaction entre hétérogénéité et intensification semblent donc probables à large échelle, lorsque le gradient étudié est suffisamment étendu. Nos résultats, en accord avec la majorité des études, semblent donc confirmer l'effet positif des pratiques agricoles moins intensives à l'échelle locale qui auraient pour effet d'augmenter la qualité de l'habitat, en interaction ou non avec le paysage.

En revanche si l'effet local de ces pratiques a été très documenté, beaucoup moins d'études mettent en avant l'effet à l'échelle du paysage. Rundlöf, Bengtsson et Smith, 2008 montrent cependant un effet positif de l'agriculture biologique à l'échelle du paysage sur la richesse spécifique des papillons. Holzschuh, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2008 observent également un effet positif de la proportion d'agriculture biologique dans le paysage sur la diversité des abeilles. Enfin Holzschuh, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2010 soulignent l'importance des éléments semi-naturels pour les abeilles et de la longueur linéaire de bordure pour les guêpes. Dans ce système les bordures sont ainsi perçues comme des corridors biologiques. Leurs résultats montrent de plus que les guêpes prédatrices d'herbivores sont moins abondantes au centre des parcelles que dans les bordures enherbées pour les champs conventionnels mais pas pour les champs en agriculture biologique, indiquant que les champs AB ont la même valeur en termes de connectivité du paysage que les bordures enherbées. Ils concluent que la présence d'éléments semi-naturels dans le paysage n'est pas suffisante pour certaines espèces comme les guêpes qui sont sensibles à la fragmentation et la perte

d'habitat. Cependant la connectivité au sein des paysages agricoles peut être maintenue pour ces espèces à la fois par une forte densité de bordures enherbées et par des zones gérées en agriculture biologique. Gabriel *et al.*, 2010, montre également un effet positif de l'AB à l'échelle du paysage mais seulement sur les parcelles AB. Cependant cet effet s'expliquerait du fait que les agriculteurs conventionnels situés dans les zones à forte densité de parcelles AB utiliseraient en moyenne plus de pesticides.

Ces résultats vont donc dans le sens de notre étude sur les adventices (Chapitre 4) confirmant notre hypothèse de dynamique source-puits ou d'effet de débordement. Ainsi la présence de parcelles en agriculture biologique dans le paysage permettrait de maintenir la diversité des communautés d'adventices via des phénomènes de dynamiques source-puits à l'échelle de la méta-communauté. Cette hypothèse semble également vérifiée pour d'autres taxons. Ainsi Gabriel, *et al.*, 2010 montrent que si les larves de syrphes sont plus présentes en AB, les adultes semblent plus abondants en conventionnel notamment dans les zones denses en AB, suggérant également un effet des dynamiques source-puits des zones des zones AB vers les zones conventionnelles.

Les zones agricoles plus extensives comme l'AB joueraient donc un rôle multiple, premièrement en préservant une diversité importante localement, en favorisant notamment les espèces rares sensibles à l'intensification (rôle de réserve) ; deuxièmement en permettant le maintien de cette diversité à l'échelle de la méta-communauté (y compris dans les zones plus intensives) via des phénomènes de dispersion (effet source-puits ou débordement) ; enfin en recréant de la connectivité entre habitats (rôle de corridor écologique).

VII. Stabilité des communautés et des fonctionnalités écologiques en milieux hétérogènes

Si l'effet de l'hétérogénéité sur la biodiversité est bien documenté, beaucoup moins d'études se sont intéressées à l'effet sur la dynamique temporelle et la stabilité des communautés. Certaines études établissent cependant un lien entre hétérogénéité et stabilité. Ainsi Devictor et Jiguet, 2007 montrent un effet stabilisant du paysage environnant sur la stabilité des communautés d'oiseaux. Cet effet positif de l'hétérogénéité sur la stabilité a par ailleurs été montré dans d'autres études : Hovick *et al.*, 2015 sur les communautés d'oiseaux en prairie, Oliver *et al.*, 2010 sur les papillons, Zhao *et al.* 2015 sur les interactions pucerons-parasites. Pandit et Kolasa, 2011 montrent que la variabilité temporelle des espèces en réponse à l'hétérogénéité dépend du degré de spécialisation des espèces, avec une variabilité plus importante des espèces spécialistes. De plus l'effet stabilisant de la richesse des communautés sur la stabilité serait également dépendant du taxon considéré (Pandit et Kolasa, 2011). La stabilité des espèces dans le temps serait donc la résultante de différents facteurs. Enfin Cooper, Li and Montagnes, 2012 montrent qu'un degré de fragmentation intermédiaire peut stabiliser une dynamique proie-prédateur.

Globalement ces études semblent donc suggérer qu'un milieu hétérogène, offrant divers types d'habitats et de ressources peut jouer un rôle de tampon sur la dynamique temporelle des populations. Ces résultats semblent donc en accord avec nos conclusions du chapitre 3. Nous montrons en effet que les éléments pérennes du paysage (dans

notre cas les haies) tendent à stabiliser les communautés dans le temps. Nous observons de plus un effet positif de l'hétérogénéité sur la stabilité mais provenant uniquement de la configuration. Ainsi des paysages agricoles constitués de petites parcelles (et associés par conséquent à un fort linéaire de bordure) permettraient de stabiliser les communautés dans le temps, en dépit de la variabilité interannuelle du milieu (rotation des cultures). Nous suggérons que cet effet s'expliquerait par une plus grande prédictibilité du milieu. En effet la probabilité d'avoir un habitat favorable l'année suivante serait plus importante en paysages complexes comprenant de nombreuses parcelles qu'en paysages simples constitués de quelques grandes parcelles. Il serait cependant intéressant de tester si l'hétérogénéité augmente aussi la prédictibilité de l'habitat de manière intra-annuelle. En effet l'évolution de la phénologie des cultures, l'implantation des cultures de printemps et le calendrier des pratiques agricoles semblent difficilement prévisibles pour les différentes espèces. Le risque est ainsi de choisir un site de reproduction de manière précoce et de voir une baisse de la qualité de l'habitat au cours de la saison se soldant potentiellement par un manque de ressources nutritives. En paysage complexe la disponibilité des ressources tout au long de la saison de reproduction aurait ainsi plus de chance d'être assuré qu'en paysage simple. Ceci pourrait ainsi se traduire par un meilleur succès reproducteur. Des études plus approfondies sur le succès reproducteur des espèces seraient cependant nécessaires pour confirmer ou infirmer cette hypothèse.

Enfin on peut supposer que la stabilité temporelle des communautés pourrait également avoir un effet stabilisant sur les services éco-systémiques (dans le cas des oiseaux par exemple, consommation des graines d'adventices, prédation des arthropodes ou micromammifères dont une trop forte abondance est susceptible d'avoir un effet négatif sur les cultures).

Cette relation hétérogénéité-stabilité peut également passer par des effets indirects. En effet si l'hétérogénéité a, comme nous l'avons vu, un effet globalement positif sur la diversité, on peut supposer que cette diversité en elle-même aurait un effet stabilisant sur les communautés et les fonctions écologiques qu'elles soutiennent. Si cette relation diversité-stabilité a longtemps fait débat, des études récentes semblent confirmer globalement cette hypothèse (McCann, 2000, Wang & Loreau, 2014). Par ailleurs la diversité d'une communauté stabiliserait également les fonctions écologiques supportées par la biodiversité au sein de cette communauté car augmentant la redondance fonctionnelle, autrement dit la probabilité que plusieurs espèces supportent les mêmes fonctions (hypothèse d'assurance), (Yachi and Loreau, 1999 ; McCann, 2000). Ainsi dans une communauté diversifiée, la perte d'une espèce ne se solderait pas nécessairement par la perte des fonctionnalités écologiques rendues par cette espèce au sein de l'écosystème. La résistance de l'écosystème serait donc plus forte.

Gonzalez *et al.* 2009, soulignent néanmoins le rôle important de la dispersion en milieu hétérogène sur la stabilité (hypothèse d'assurance spatiale) pouvant agir de manière directe (la dispersion favorisant le maintien de la diversité en milieu hétérogène et changeant) et de manière indirecte en influant sur les taux de croissance des populations. Ce rôle potentiel important de la dispersion en milieu changeant confirme notre hypothèse émise dans le chapitre 1. En effet nos résultats tendent à mettre en évidence des processus de type « mass effect » (caractérisés par un rôle important de l'environnement et de la dispersion) en milieux changeants par opposition à des processus de type « species sorting » (rôle de l'environnement dominant) en milieux stables.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Nos résultats permettent donc de fournir quelques pistes dans la manière de concilier production et biodiversité. Nous avons en effet montré que les caractéristiques du paysage influencent très fortement la structuration des communautés en milieux agricoles (oiseaux et adventices). L'hétérogénéité de ces milieux favorise ainsi la biodiversité et son maintien dans le temps et l'espace. D'une part une diversité de cultures, associée à la présence d'éléments semi-naturels ainsi que des pratiques agricoles moins intensives favorisent la diversité aux échelles locales et paysagères. D'autre part les éléments pérennes et une configuration complexe des paysages (petites parcelles) tendent à stabiliser les communautés dans le temps. Par ailleurs contrairement à d'autres études, nous n'avons observé aucun effet potentiel négatif de l'hétérogénéité, suggérant un effet non limitant de la taille des parcelles (la taille minimale imposée pour la production semble suffisante pour garantir une taille d'habitat suffisante), même si les effets de la fragmentation et les potentiels effets bordure négatifs mériteraient un examen plus attentif en fonction des espèces. Dans tous les cas maintenir une diversité de paysages au sein de ces agrosystèmes semble un bon compromis pour répondre aux besoins variés des différentes espèces.

De par le caractère très fluctuant de ces milieux, nos résultats semblent de plus indiquer que la dispersion joue également un rôle essentiel dans la structuration des communautés (avec des dynamiques supposées de type « mass effect » en milieux ouverts). La dispersion permet également de maintenir une diversité importante y compris dans les zones plus intensives via des dynamiques source-puits des zones refuges (bordures, habitats semi-naturels, champs MAE ou AB) vers des zones puits (centre des parcelles intensivement gérées). Cependant il est nécessaire de préserver une certaine quantité de zone sources et de maintenir une connectivité suffisante de l'habitat au sein de ces paysages pour préserver ces dynamiques.

Ces résultats soulignent donc l'intérêt de préserver des zones refuges de biodiversité et de maintenir une hétérogénéité suffisante au sein des paysages agricoles. Cette réflexion s'intègre donc parfaitement au débat « land sharing » vs « land sparing » actuel. Ces deux hypothèses de conciliation des activités de production et de conservation s'affrontent en effet, avec d'un côté les partisans du land sparing qui proposent une séparation spatiale des zones de production et de conservation et de l'autre ceux du land sharing proposant une intégration de ces deux composantes sur un même espace. Les partisans du land sparing soutiennent ainsi qu'une séparation permettrait de limiter l'espace occupé par les zones de production qui seraient alors très intensifiées pour libérer de l'espace pour des zones de conservation pure. Ainsi la stratégie land sharing est critiquée car du fait du degré moins intensif des pratiques, plus d'espace serait requis pour parvenir au même niveau de production (Green *et al.*, 2005). Face à la croissance démographique et donc l'augmentation des besoins et la pression grandissante sur l'utilisation des terres la question se pose plus que jamais sur les solutions à mettre en place pour parvenir à produire plus (possiblement sur moins de surfaces), de façon plus durable en limitant autant que possible les externalités négatives sur l'environnement et la santé.

La question se pose cependant si l'utilisation actuelle des terres par l'agriculture intensive est durable sur le long terme. Le plafonnement des rendements observé, la pollution accrue des sols, des eaux souterraines et les rejets importants de gaz à effet de serre dans l'atmosphère laissent planer le doute sur la possibilité de maintenir de tels systèmes sur le long terme. Brown et Wolf, 1984 soulignaient déjà il y a vingtaine

d'années les risques liés à l'intensification sur l'érosion des sols. La pression croissante sur la production a ainsi conduit à supprimer ou simplifier certaines pratiques qui permettaient jusqu'à maintenant de maintenir la fertilité des sols et contrôler leur dégradation (rotation culturale, jachère, etc.). L'érosion des sols s'est ainsi renforcée avec l'intensification et constitue un problème mondial (Pimentel *et al.*, 1995), qui nécessite l'utilisation d'importante quantité de fertilisants et entraîne de la déforestation dans certaines parties du globe du fait de l'abandon de terres devenues improductives. Si cette érosion semble plus importante sur certains continents (Asie et Afrique), elle était tout de même estimée à une perte de 17 tonnes par hectare et par an en Europe et aux Etats-Unis (Pimentel *et al.*, 1995). Pimentel *et al.*, 1995 estimaient ainsi qu'environ 10% de l'énergie dépensée par les États-Unis dans l'agriculture ne servait qu'à compenser les pertes d'eau et de nutriments engendrés par l'érosion. Le retour à des pratiques moins intensives (comme une réduction du labour ou une meilleure gestion des résidus de cultures) pourrait cependant limiter ce problème (Günel *et al.*, 2015).

Si les avantages de la stratégie land sparing sont par exemple mis en avant dans les pays tropicaux pour limiter la déforestation (Green *et al.*, 2005) peu d'études estiment cependant si les systèmes intensifs de production pourront garantir sur le long terme les mêmes rendements à des coûts restant abordables (ces systèmes sont notamment très consommateurs de pétrole), sans compter les coûts en termes de pollution et les risques des pesticides sur la santé (non pris en compte dans le modèle de Green *et al.*, 2005). Matson et Vitousek, 2006 soulignent en effet que ces systèmes intensifs impactent en réalité beaucoup plus de terres que les surfaces prises en compte généralement dans les modèles (qui intègrent seulement la surface de production). Or par exemple la pollution des eaux occasionnées se répercute aux régions environnantes. De plus la plupart des modèles considèrent souvent la stratégie land sharing comme si l'ensemble des exploitations se convertissaient à des systèmes moins intensifs (Green *et al.*, 2005). Or nos résultats semblent montrer que le système de land sharing pourrait fonctionner même si une partie seulement des exploitations adoptent des pratiques moins intensives (du fait de l'effet de ces pratiques à l'échelle du paysage). La séparation stricte de ces 2 paradigmes n'a donc pas forcément lieu d'être, si on considère un paysage comprenant à la fois des zones de conservation (éléments semi-naturels), des zones agricoles extensives et des zones agricoles plus intensives. Étant donné les bénéfices potentiels apportés par les zones semi-naturels et par les zones d'agriculture extensives (support de la pollinisation et du contrôle biologique) on peut même envisager que de tels systèmes permettraient de réduire quelque peu les intrants (notamment traitements phytosanitaires) dans les zones intensives sans occasionner de perte de rendements.

Comme pointé par Matson et Vitousek, 2005, le véritable défi pour la recherche serait plutôt de tenter d'améliorer l'efficacité des systèmes intensifs en matière d'utilisation d'engrais et de pesticides que de chercher à constamment augmenter les rendements sans prendre en compte les externalités négatives de ces systèmes. En limitant ainsi les pertes dans l'environnement et en maximisant l'efficacité des traitements (en jouant par exemple sur la période et la fréquence des traitements, les modes d'application et en limitant les traitements préventifs systématiques grâce à un meilleur système d'information), le coût de ces systèmes serait ainsi réduit.

Enfin ces modèles ne tiennent souvent pas compte des préférences écologiques des espèces. Les milieux agricoles extensifs sont ainsi favorables à de nombreuses espèces de milieux ouverts qui sont cependant affectées par l'agriculture intensive. Uchida et

Ushimaru, 2014 ont ainsi montré un effet négatif de l'abandon des terres et de l'intensification sur diverses espèces de plantes et d'arthropodes, qui préfèrent les prairies en gestion extensive à des prairies non gérées (laissées à l'abandon) ou gérées de manière intensive.

Gilroy *et al.*, 2014 montrent de plus que le compromis land sharing/land sparing serait dépendant de l'habitat environnant, la stratégie land sharing étant plus efficace à proximité d'éléments semi-naturels (des forêts dans leur exemple). Ce constat est en accord avec Ricketts 2004a qui montre un effet bénéfique de la proximité de forêts sur le service de pollinisation dans les plantations de café en milieu tropical. Ricketts *et al.*, 2004b montrent de plus que cet effet bénéfique sur la pollinisation peut se traduire par une augmentation de rendement allant jusqu'à 20%. De la même manière la présence de bandes enherbées peut également soutenir les services de pollinisation et de contrôle biologique (Marshall & Mooney, 2002).

Ponisio *et al.*, 2014 montrent de plus que la différence de rendement entre l'agriculture biologique et conventionnelle et parfois surestimée (différence de 19,2% en moyenne dans leur étude). Leur étude montre de plus que cet écart peut être réduit par certaines pratiques de diversification en favorisant notamment les rotations culturales et la polyculture. Ces résultats fournissent donc des pistes de recherches intéressantes. L'enjeu serait ainsi de parvenir à maximiser les rendements en s'appuyant au maximum sur les services écosystémiques, d'améliorer l'efficacité des pratiques agricoles en minimisant leurs impacts négatifs sur l'environnement et de repenser l'organisation spatiale et temporelle des systèmes agricoles de l'échelle locale à l'échelle régionale afin de maximiser la biodiversité de ces systèmes et de favoriser les synergies entre production et conservation. En effet, comme souligné par Gonthier *et al.*, 2015, la conservation de la biodiversité en milieu agricole ne pourra être efficace qu'en passant par une analyse des processus et une gestion multi-échelle. La solution résulterait donc peut-être, comme proposé par Grau, Kuemmerle and Macchi, 2013 de réfléchir à une combinaison adéquate de ces stratégies (land sharing et land sparing), adaptées au contexte régional, en les intégrant dans une approche paysagère prenant en compte de manière explicite l'hétérogénéité en termes de composition et de configuration (agencement spatial des différentes composantes).

Des recherches supplémentaires (théoriques et appliquées) seraient cependant nécessaires afin d'affiner notre connaissance des processus impliqués. De manière plus théorique et fondamentale, des expérimentations plus approfondies visant à mesurer les paramètres démographiques (taux de reproduction, mortalité) et mesurant de manière explicite la dispersion, permettrait de tester directement les processus de structuration des communautés en milieux réels et ainsi de confirmer ou informer nos hypothèses. Des approches plus fonctionnelles (basées sur les traits des espèces) permettraient de plus de remonter plus facilement aux processus. Ainsi il serait possible de tester plus directement l'ensemble des hypothèses théoriques que nous avons évoquées sur l'effet de l'hétérogénéité et de l'intensification.

D'autre part, au de-là des effets avérés sur la diversité, il serait intéressant de quantifier de manière plus détaillée les effets sur l'abondance relative des espèces et sur leurs taux de reproduction (ex : effet de l'hétérogénéité et des pratiques moins intensives sur le succès reproducteur). Des analyses à l'échelle des réseaux trophiques seraient également particulièrement intéressantes pour mieux évaluer l'effet des interactions biotiques (compétition, facilitation, prédation, etc.) et mieux prédire la dynamique des communautés. De plus des études à longs termes seraient également nécessaires pour évaluer les effets potentiels de ces mesures à des échelles de temps plus longues et

estimer la résistance et résilience de ces systèmes face à différents degrés de perturbations. Dans un contexte de changements climatiques, il serait en effet intéressant de savoir si la biodiversité (et les fonctions écologiques qu'elle soutient) au sein de ces systèmes mixtes (combinant sur un même espace des zones intensives et extensives) serait plus à même de s'adapter et de résister à une perturbation longue (ex : augmentation des températures) que dans des systèmes strictement productifs (zone de production intensive). On suppose de plus que l'effet des pratiques moins intensives (comme l'agriculture biologique) varie au cours du temps avec potentiellement moins d'effet les premières années après conversion et un effet plus marqué à long terme (du fait par exemple du temps nécessaire à la biodiversité de recoloniser le milieu ou du temps nécessaire à la restauration d'un sol dégradé). Hyvönen, 2007 dans une étude sur les plantes adventices, montre ainsi que la conversion en AB favorise d'abord les espèces déjà présentes en conventionnel (espèces nitrophiles ou plus tolérantes aux herbicides) qui bénéficient dans un premier temps du relâchement des contraintes (bannissement des herbicides). Un certain laps de temps serait donc nécessaire afin que les espèces plus sensibles à l'intensification ne recolonisent le milieu et qu'un nouvel équilibre s'installe. La durabilité de ces systèmes serait donc à évaluer sur le long terme.

Enfin, les liens entre biodiversité et fonctionnalités des écosystèmes restent encore à affiner. Dans un objectif de bénéfices mutuels conservation-production, quantifier de manière plus précise les impacts en termes de production et bénéfices permettrait de mieux comparer l'efficacité des systèmes mixtes (land sharing) face aux systèmes conventionnels de production intensive. Sans perdre de vue l'importance de conserver la biodiversité pour sa valeur intrinsèque, de telles évaluations permettraient néanmoins de sensibiliser davantage les décideurs et gestionnaires à l'importance de prendre en compte la biodiversité et faciliteraient sans doute l'adoption de mesures en faveur de sa préservation.

REFERENCES

Publications

- Aguirre-Gutiérrez J, Biesmeijer JC, van Loon EE, Reemer M, WallisDeVries MF, Carvalheiro LG. 2015 Susceptibility of pollinators to ongoing landscape changes depends on landscape history. Traveset A, editor. *Divers Distrib*, 21(10):1129–40.
- Allouche O, Kalyuzhny M, Moreno-Rueda G, Pizarro M, Kadmon R. 2012 Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proc Natl Acad Sci*, 109(43):17495–500.
- Andrén H, Delin A, Seiler A, Andren H. 1997 Population Response to Landscape Changes Depends on Specialization to Different Landscape Elements. *Oikos*, 80(1):193.
- Arrington D., Winemiller K. 2004 Organization and maintenance of fish diversity in shallow waters of tropical floodplain rivers. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, Volume II*. Bangkok.
- Batary P, Baldi A, Kleijn D, Tscharntke T. 2011 Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proc R Soc B Biol Sci*, 278(1713):1894–902.
- Bennett AF, Radford JQ, Haslem A. 2006 Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biol Conserv*, 133(2):250–64.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD. 2003 Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol Evol*, 18(4):182–8.
- Bonnin I, Bonneuil C, Goffaux R, Montalent P, Goldringer I. 2014 Explaining the decrease in the genetic diversity of wheat in France over the 20th century. *Agric Ecosyst Environ*, 195:183–92.
- Brotons L, Wolff A, Paulus G, Martin J-L. 2005 Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. *Biol Conserv*, 124(3):407–14.
- Brudvig LA, Damschen EI, Tewksbury JJ, Haddad NM, Levey DJ. 2009 Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proc Natl Acad Sci*, 106(23):9328–32.
- Cerezo A, Conde MC, Poggio SL. 2011 Pasture area and landscape heterogeneity are key determinants of bird diversity in intensively managed farmland. *Biodivers Conserv*, 20(12):2649–67.
- Connell JH. 1978 Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335):1302–10.
- Cooper JK, Li J, Montagnes DJS. 2012 Intermediate fragmentation per se provides stable predator-prey metapopulation dynamics. *Ecol Lett*, 15(8):856–63.
- Devictor V, Jiguet F. 2007 Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. *Agric Ecosyst Environ*, 120(2-4):179–84.
- Devictor V, Julliard R, Jiguet F. 2008 Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117(4) :507-514
- Dulaurent A-M, Porté AJ, van Halder I, Vétillard F, Menassieu P, Jactel H. 2011 A case of habitat complementation in forest pests: Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *For Ecol Manage*, 261(6):1069–76.

- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR. 1992 Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, 65(1):169.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, *et al.* 2011 Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett*, 14(2):101–12.
- Fahrig L, Girard J, Duro D, Pasher J, Smith A, Javorek S, *et al.* 2015 Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agric Ecosyst Environ*, 200:219–34.
- Field R, Hawkins BA, Cornell H V., Currie DJ, Diniz-Filho JAF, Guégan J-F, *et al.* 2009 Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *J Biogeogr*, 36(1):132–47.
- Filippi-Codaccioni O, Devictor V, Bas Y, Clobert J, Julliard R. 2010 Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. *Biol Conserv*, 143(4):883–90.
- Gabriel D, Sait SM, Hodgson JA, Schmutz U, Kunin WE, Benton TG. 2010 Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecol Lett*, 13(7):858–69.
- Gaillard J-M, Hebblewhite M, Loison A, Fuller M, Powell R, Basille M, *et al.* 2010 Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*, 365(1550):2255–65.
- Gazol A, Tamme R, Price JN, Hiiesalu I, Laanisto L, Pärtel M. 2013 A negative heterogeneity–diversity relationship found in experimental grassland communities. *Oecologia*, 173(2):545–55.
- Gilroy JJ, Edwards FA, Medina Uribe CA, Haugaasen T, Edwards DP. 2014 Surrounding habitats mediate the trade-off between land-sharing and land-sparing agriculture in the tropics. *J Appl Ecol*, 51(5):1337–46.
- Gonthier DJ, Ennis KK, Farinas S, Hsieh H-Y, Iverson AL, Batary P, *et al.* 2014 Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach. *Proc R Soc B Biol Sci*, 281(1791):20141358–20141358.
- Gonzalez A, Mouquet N, Loreau M. 2009. Biodiversity as spatial insurance: the effects of habitat fragmentation and dispersal on ecosystem functioning. From *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing*. Oxford University Press; p. 134–46.
- Grau R, Kuemmerle T, Macchi L. 2013 Beyond “land sparing versus land sharing”: environmental heterogeneity, globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. *Curr Opin Environ Sustain*, 5(5):477–83.
- Green RE. 2005 Farming and the Fate of Wild Nature. *Science*, 307(5709):550–5.
- Günel H, Korucu T, Birkas M, Özgöz E, Halbac-Cotoara-Zamfir R. 2015 Threats to Sustainability of Soil Functions in Central and Southeast Europe. *Sustainability*, 7(2):2161–88.
- Hart JD, Milsom TP, Fisher G, Wilkins V, Moreby SJ, Murray A.W.A., *et al.* 2006 The relationship between yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *J Appl Ecol*, 43(1):81–91.
- Haynes KJ, Diekötter T, Crist TO. 2007 Resource complementation and the response of an insect herbivore to habitat area and fragmentation. *Oecologia*, 153(3):511–20.
- Hinsley S., Bellamy P. 2000 The influence of hedge structure, management and landscape context on the value of hedgerows to birds: A review. *J Environ Manage*, 60(1):33–49.

- Hiron M, Berg Å, Eggers S, Berggren Å, Josefsson J, Pärt T. 2015 The relationship of bird diversity to crop and non-crop heterogeneity in agricultural landscapes. *Landsc Ecol*, pp 1-13
- Hole DG, Perkins AJ, Wilson JD, Alexander IH, Grice PV, Evans AD. 2005 Does organic farming benefit biodiversity? *Biol Conserv*, 122(1):113–30.
- Holland J, Fahrig L. 2000 Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agric Ecosyst Environ*, 78(2):115–22.
- Holzschuh A, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T. 2008 Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, 117(3):354–61.
- Holzschuh A, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T. 2010 How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *J Anim Ecol*, 79(2):491–500.
- Hovick TJ, Elmore RD, Fuhlendorf SD, Engle DM, Hamilton RG. 2015 Spatial heterogeneity increases diversity and stability in grassland bird communities. *Ecol Appl*. 25(3):662–72.
- Hutchinson GE. 1957 Concluding Remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 22:415–27.
- Hyvönen T. 2007 Can conversion to organic farming restore the species composition of arable weed communities? *Biol Conserv*, 137(3):382–90.
- Knick ST, Rotenberry JT, Leu M. 2008 Habitat, topographical, and geographical components structuring shrubsteppe bird communities. *Ecography*, 31(3):389–400.
- Kragten S. 2011 Shift in crop preference during the breeding season by Yellow Wagtails *Motacilla flava flava* on arable farms in The Netherlands. *J Ornithol*, 152(3):751–7.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, *et al.* 2004 The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett*, 7(7):601–13.
- Lindsay KE, Kirk DA, Bergin TM, Best LB, Sifneos JC, Smith J. 2013 Farmland Heterogeneity Benefits Birds in American Mid-west Watersheds. *Am Midl Nat*, 170(1):121–43.
- Marshall EJ, Moonen A. 2002 Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agric Ecosyst Environ*, 89(1-2):5–21.
- Matson P.A., Vitousek P.M. 2006 Agricultural Intensification: Will Land Spared from Farming be Land Spared for Nature? *Conserv Biol*, 20(3):709–10.
- McCann KS. 2000 The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783):228–33.
- Meek B, Loxton D, Sparks T, Pywell R, Pickett H, Nowakowski M. 2002 The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biol Conserv*, 106(2):259–71.
- Miguet P, Gaucherel C, Bretagnolle V. 2013 Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecol Modell*, 266:10–8.
- Miyashita T, Chishiki Y, Takagi SR. 2012 Landscape heterogeneity at multiple spatial scales enhances spider species richness in an agricultural landscape. *Popul Ecol*, 54(4):573–81.
- Mouquet N, Loreau M. 2003 Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *Am Nat*, 162(5):544–57.

- Norton MR, Hannon SJ, Schmiegelow FKA. 2000 Fragments are not islands: patch vs landscape perspectives on songbird presence and abundance in a harvested boreal forest. *Ecography*, 23(2):209–23.
- Oliver T, Roy DB, Hill JK, Brereton T, Thomas CD. 2010 Heterogeneous landscapes promote population stability. *Ecol Lett*, 13(4):473–84.
- Ouin A, Aviron S, Dover J, Burel F. 2004 Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agric Ecosyst Environ*, 103(3):473–9.
- Pandit SN, Kolasa J. 2012 Opposite effects of environmental variability and species richness on temporal turnover of species in a complex habitat mosaic. *Hydrobiologia*, 685(1):145–54.
- Pianka ER. 1999 Chapitre 13-The Ecological Niche. From *Evolutionary Ecology (6th Edition)*. Benjamin Cummings.
- Pimentel D, Harvey C, Resosudarmo P, Sinclair K, Kurz D, McNair M, *et al.* 1995 Environmental and Economic Costs of Soil Erosion and Conservation Benefits. *Science*, 267(5201):1117–23.
- Ponisio LC, M'Gonigle LK, Mace KC, Palomino J, de Valpine P, Kremen C. 2014 Diversification practices reduce organic to conventional yield gap. *Proc R Soc B Biol Sci*, 282(1799):20141396–20141396.
- Powolny T, Eraud C, Masson J-D, Bretagnolle V. 2015 Vegetation structure and inter-individual distance affect intake rate and foraging efficiency in a granivorous forager, the Eurasian Skylark *Alauda arvensis*. *J Ornithol*, 156(3):569–78.
- Qu M, Li W, Zhang C. 2013 Assessing the spatial uncertainty in soil nitrogen mapping through stochastic simulations with categorical land use information. *Ecol Inform*, 16:1–9.
- Rahmann G. 2011 Biodiversity and Organic farming: What do we know? *LANDBAUFORSCHUNG*, 61(3):189–208.
- Ricketts T.H. 2004a Tropical Forest Fragments Enhance Pollinator Activity in Nearby Coffee Crops. *Conserv Biol*, 18(5):1262–71.
- Ricketts TH, Daily GC, Ehrlich PR, Michener CD. 2004b Economic value of tropical forest to coffee production. *Proc Natl Acad Sci*, 101(34):12579–82.
- Rundlöf M, Bengtsson J, Smith HG. 2007 Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *J Appl Ecol*, 45(3):813–20.
- Rusch A, Bommarco R, Jonsson M, Smith HG, Ekbom B. 2013 Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. Landis D, editor. *J Appl Ecol*, 50(2):345–54.
- Saunders D.A., Hobbs R.J., Margules C.R. 1991 Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conserv Biol*, 5(1):18–32.
- Stein A, Gerstner K, Kreft H. 2014 Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol Lett*, 17(7):866–80.
- Teillard F, Antoniucci D, Jiguet F, Tichit M. 2014 Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogeneous farmlands: Implications for conservation. *Biol Conserv*, 176:243–51.

- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C. 2005 Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecol Lett*, 8(8):857–74.
- Tuck SL, Winqvist C, Mota F, Ahnström J, Turnbull LA, Bengtsson J. 2014 Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *J Appl Ecol*, 51(3):746–55.
- Uchida K, Ushimaru A. 2014 Biodiversity declines due to abandonment and intensification of agricultural lands: patterns and mechanisms. *Ecol Monogr*, 84(4):637–58.
- Vasseur C, Joannon A, Aviron S, Burel F, Meynard J-M, Baudry J. 2013 The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agric Ecosyst Environ*, 166:3–14.
- Wang S, Loreau M. 2014 Ecosystem stability in space: α , β and γ variability. *Ecol Lett*, 17(8):891–901.
- Yachi S, Loreau M. 1999 Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proc Natl Acad Sci*, 96(4):1463–8.
- Zhao Z-H, Hui C, Li Z-H, Li B-L. 2015 Habitat heterogeneity stabilizes the spatial and temporal interactions between cereal aphids and parasitic wasps. *Basic Appl Ecol*, 16(6):510–8.

Sites internet

- Agreste, 2014. « Enquête Pratiques culturales 2011 Principaux résultats ». *Agreste, les dossiers*, n°21, juillet 2014.
http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/dossier21_integral.pdf